МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. Ломоносова
Биологический факультет

# ЛЕОНИД ВАСИЛЬЕВИЧ КУДРЯШОВ

◆

# AD MEMORIAM

Сборник статей

МАКС ПРЕСС

МОСКВА – 2012

УДК 58
ББК 28.5
Л47

*Печатается по решению Учёного совета биологического факультета
Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова
от 17 ноября 2011 г., протокол № 10*

Рецензенты:
член-корреспондент РАН, д.б.н., профессор *В.Н. Павлов*
д.б.н., профессор *В.С. Новиков*

Л47 **Леонид Васильевич Кудряшов. Ad memoriam:** Сборник статей / Ред. А.К. Тимонин. – М.: МАКС Пресс, 2012. – 236 с.: ил.
ISBN 978-5-317-04114-4

Настоящий сборник посвящён 100-летию заведующего кафедрой высших растений Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, профессора Л.В. Кудряшова. В сборнике опубликованы биографический очерк и оригинальные статьи, подготовленные в основном московскими ботаниками и отражающие современные исследования по проблемам, которые наиболее интересовали Л.В. Кудряшова в период его работы на биологическом факультете МГУ: географии растений, их биоморфологии, морфологии и эмбриологии.

Сборник адресован научным сотрудникам, преподавателям, аспирантам и магистрантам, специализирующимся по ботанике.

УДК 58
ББК 28.5

**ISBN 978-5-317-04114-4**

© Авторы статей, 2012
© Биологический факультет
МГУ имени М.В. Ломоносова, 2012

ЛЕОНИД ВАСИЛЬЕВИЧ КУДРЯШОВ
13.II.1910 – 31.VII.1976

# ПРЕДИСЛОВИЕ

Леонид Васильевич Кудряшов, несомненно, принадлежит к числу тех сотрудников, которые оказывали наиболее заметное влияние на жизнь кафедры высших растений Московского университета в минувшем веке. В течение 7 лет, с 1963 г. по 1970 г., Л.В. Кудряшов возглавлял кафедру, но ещё до этого он довольно долго осуществлял повседневное руководство кафедрой при заведующем К.И. Мейере, научные интересы и преклонный возраст которого ограничивали его участие в текущей суетной деятельности кафедры. Будучи одним из наиболее эрудированных специалистов, Л.В. Кудряшов входил в подлинную элиту отечественной ботаники третьей четверти XX века, и его идейное влияние выходило за пределы Московского университета. Принимаемые им административные решения и развиваемые научные направления продолжали сказываться на кафедре и годы спустя после его выхода на пенсию и в какой-то степени ощутимы ещё и сегодня. Как дань памяти этому яркому члену нашей кафедры мы решили приурочить к его 100-летнему юбилею сборник научных работ по той проблематике, которая больше всего интересовала Л.В. Кудряшова в годы его работы на кафедре высших растений.

Немного найдётся ботаников в XX веке, чьи научные интересы менялись бы столь же радикально, как интересы Л.В. Кудряшова. В 1940-е годы – первые годы его работы на кафедре высших растений – основу его научных изысканий составляла фитогеография сфагновых мхов, в 1950-е годы интерес Леонида Васильевича переключился на проблемы морфологии растений, в первую очередь морфологии их вегетативных органов и жизненных форм. С конца 1950-х годов он всё большее внимание уделял эмбриологии цветковых растений, в значительной мере восприняв и продолжив тематику исследований своего предшественника, К.И. Мейера.

Включение в сборник работ по этим темам неизбежно сделало его эклектичным, но позволило достаточно полно отразить широту кругозора и размах исследовательской деятельности Л.В. Кудряшова. Соответственно эволюции научных интересов Леонида Васильевича в сборнике после биографо-библиографического очерка, подготовленного ученицей и сподвижницей Л.В. Кудряшова Заслуженным профессором Московского университета Р.П. Барыкиной, сменяют друг друга статьи по фитогеографии, бриологии, морфологии вегетативных и генеративных органов и биоморфологии и – в завершение – статьи по эмбриологии цветковых растений. Эти статьи призваны дать не критический обзор работ самого Леонида Васильевича, а современные наработки в тех областях ботаники, которым он посвятил бóльшую часть своей жизни. Продолжение изысканий в этих областях – лучшая дань памяти Леониду Васильевичу Кудряшову.

*А.К. Тимонин*

# ЛЕОНИД ВАСИЛЬЕВИЧ КУДРЯШОВ:
# ВЕХИ ЖИЗНИ И ТВОРЧЕСТВА

***Р.П. Барыкина***

Barykina R.P. LEONID VASILIEVICH KUDRJASHOV: CURRICULUM VITAE.

13 февраля 2010 года исполнилось 100 лет со дня рождения выдающегося отечественного ботаника XX века, доктора биологических наук, профессора Леонида Васильевича Кудряшова, вся жизнь и научно-педагогическая деятельность которого начиная с 1930 года была неразрывно связана с биологическим факультетом Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова.

Леонид Васильевич родился в г. Москве в многодетной семье народного учителя (отец проработал 32 года учителем средней школы села Верхние Лихоборы). В тяжёлые годы гражданской войны Леонид Васильевич попал в детский дом, где пробыл 8 лет до окончания средней школы в 1926 г. С 1927 по 1930 год он учился в Лесном техникуме, затем поступил в Московский государственный университет, который окончил в 1933 г. по специальности геоботаника.

Трудовую деятельность Леонид Васильевич начал ещё в студенческие годы – с 1929 г. преподавал естествознание в средней школе. По окончании университета в течение года Леонид Васильевич работал ассистентом кафедры ботаники во Всесоюзном пушном институте в г. Балашихе и одновременно преподавателем техникума.

В 1935 г. Леонид Васильевич начал научно-педагогическую деятельность в Московском государственном университете. Его зачислили ассистентом кафедры геоботаники и младшим научным сотрудником ботанического сада МГУ. Несколько позже Леонид Васильевич перешёл на кафедру высших растений, где работал сначала ассистентом, с 1940 г. – доцентом, а в 1945 г. получил звание профессора. В 1947 г. он непродолжительное время был директором Ботанического сада МГУ. При жизни Константина Игнатьевича Мейера Леонид Васильевич Кудряшов фактически являлся его заместителем (фото 1, 2), а в 1963 г. был избран заведующим кафедрой высших растений и возглавлял её до выхода на пенсию в октябре 1970 г. Умер Леонид Васильевич 31 июля 1976 г.

Интерес к научным исследованиям проявился у Леонида Васильевича Кудряшова очень рано. Ещё студентом он участвовал во многих ботанических экспедициях, в том числе в Карелию, бассейн Северной Двины, на Кольский полуостров, где собрал большой материал, послуживший основой для кандидатской диссертации «Географическое распространение сфагновых мхов в Европейской части СССР», защищённой в 1939 г. Дальнейшие углублённые исследования в этой области имели результатом докторскую диссертацию «География сфагновых (торфяных) мхов Земного шара», выполненную в основном в труднейшей обстановке в годы Великой Отечественной войны и защищённую весной 1945 г. В ней он впервые дал в мировом масштабе картину истории, развития и распространения рода *Sphagnum*, рассматривая на её основе такие кардинальные вопросы биогеографии, как биполярное распространение растений, проблема эндемизма и др. Собранные им в экспедициях коллекции до сих пор хранятся в гербарии МГУ. Исследования морфогенеза гаметофита сфагновых мхов были продолжены в руководимых Леонидом Васильевичем студенческих и кандидатских работах (Э.И. Хантимер), а впоследствии вошли в спецкурс «Бриология», разработанный Владимиром Романовичем Филиным.

**Фото 1.** Сотрудники кафедры высших растений (1961 г.)

Первый ряд слева направо: проф. Л.В. Кудряшов, проф. К.И. Мейер, лаб. Л.Г. Суетова, аспирант из ДРВ Лыонг Тоан, проф. Д.А. Транковский; второй ряд – Л.Н. Кострикова, О.В. Вальцова, Р.П. Барыкина, В.Р. Филин, Н.Е. Богданова, В.Н. Тихомиров

**Фото 2.** Подготовка к дню открытых дверей (1955 г.)

В центре заместитель заведующего кафедрой Л.В. Кудряшов, справа Л.И. Лотова, слева Т.Д. Веселова

Леонид Васильевич Кудряшов принадлежал к числу редких в наши дни разносторонне образованных ботаников-энциклопедистов. Круг его научных интересов был весьма обширным. Он обладал большой эрудицией во многих областях ботаники: географии, морфологии, эмбриологии, филогенетической систематике высших растений. Общий список публикаций Леонида Васильевича включает более 60 названий.

В 1950–1970 гг. Леонид Васильевич руководил исследованиями онтогенеза, морфологической и анатомической структуры карликовых и стелящихся кустарников, широко распространённых в экстремальных условиях тундровой и горной областей СССР. Основные морфологические механизмы, лежащие в основе формирования активных шпалерных растений, выявленные на примере изученных *Betula nana*, *B. exilis*, *Pinus mugho*, *Juniperus sibirica*, *Alnus viridis*, отражены в серии совместных с Р.П. Барыкиной публикаций (1963, 1964, 1966, 1973).

Особого внимания заслуживают работы Леонида Васильевича по эмбриологическому изучению растений, предпринятому в развитие идей К.И Мейера, посвящённых происхождению и выяснению морфологической природы однодольного зародыша у покрытосеменных. В частности, с целью получения новых данных о происхождении зародыша у однодольных Леонид Васильевич вместе с Е.И. Савич провёл морфолого-эмбриологическое изучение разных представителей Helobiae (1963, 1968, 1969). К сожалению, это весьма интересное научное направление с уходом Леонида Васильевича было предано забвению и возродилось на кафедре лишь в последние годы.

Большой вклад внесли работы Леонида Васильевича и его учеников в научную разработку вопросов лесоразведения на засушливом юго-востоке Европейской части страны. С 1949 г. в течение ряда лет многие сотрудники и студенты кафедры во главе с Леонидом Васильевичем активно участвовали в работе комплексной экспедиции биолого-почвенного факультета МГУ по созданию и изучению полезащитных полос в районе Камышин – Сталинград, страдающем от суховеев и разрушения почвенного покрова. Леонид Васильевич не только возглавлял ботанический отряд, но и руководил постановкой полевых научных исследований (см. «Московский университет», 1951 г., № 17) (фото 3, 4, 5, 6, 7). Было доказано преимущество гнездового посева желудей дуба как основной применяемой в лесополосах древесной породы в так называемые «лунки Н.А. Качинского» под защитой быстрорастущих сельскохозяйственных культур (Вальцова, Кудряшов, 1954). Одновременно ряд важных работ был выполнен на территории Камышинского опытного пункта ВНИАЛМИ (фото 8, 9). Эмбриологические исследования М.Н. Прозиной и О.В. Вальцовой установили причину плохого плодоношения клёна и ясеня в этом крайне засушливом районе. Студентке Н.С. Малашкиной удалось выявить структурные механизмы суховершинности у ряда древесных пород. О.Н. Чистякова, О.В. Вальцова, Р.П. Барыкина впервые определили характер ответных реакций мелколистного вяза, зелёного ясеня, татарского клёна на повреждения насекомыми. Рекомендации Р.П. Барыкиной по использованию корнеотпрысковых деревьев и кустарников, наиболее перспективных в противоэрозионных насаждениях на юго-востоке, были приняты в производство Камышинским лесомелиоративным пунктом (1954). Все перечисленные работы, выполненные под руководством Л.В. Кудряшова и при его участии, вызвали огромное внимание и повышенный интерес в научном мире.

12 марта 1951 г. № 17 (1116) МОСКОВСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ

## *У порога большой жизни*

ДЕВУШКА склонилась над окуляром микроскопа. Перед глазом, на предметном стеклышке, — тонкий срез с листа молодого дубка. Еле заметна паутинка линий, в которую вкраплены точки устьиц, тонкий прихотливый узор, который нужно уметь читать и понимать...

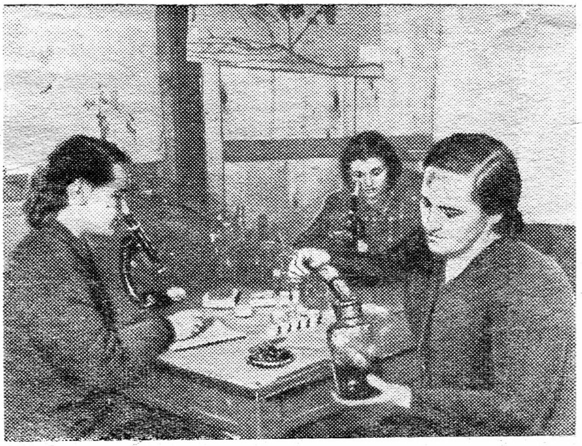
Мария Сливкова откинулась на спинку стула, посмотрела на сидящих рядом подруг. Все углубились в работу...

До защиты дипломных работ осталось немногим больше месяца. Настанет день, когда каждая из сидящих в этой лаборатории, будет защищать на кафедре свою дипломную работу — плод длительного и напряженного труда, принесший много радостей и огорчений, но вместе с ними — навыки, знания, опыт, необходимые советскому специалисту-биологу.

Работа студенток-выпускниц Л. Смирновой, Л. Тюриной и М. Сливковой в основном завершена. Летом 1950 г. студентки, вместе со своим руководителем, начальником экспедиции профессором Л. В. Кудряшовым ездили на подшефную университету лесозащитную полосу Камышин—Сталинград.

Перед ними была поставлена ответственная задача: выяснить, какие условия благоприятствуют произрастанию дуба в районе лесозащитной полосы. Девушки изучили морфологические изменения 26 вариантов дубов, растущих в разных условиях.

Как ведет себя дуб под сплошными посадками кукурузы и пшеницы? Этими вопросами занимались студентки Зоя Орлова, Лариса Тюрина и Мария Сливкова. После тщательных наблюдений в периоды первого и второго роста дуба им удалось установить, что при сплошном посеве пшеница угнетающе действует на молодые дубки. Уже в июне на некоторых наблюдаемых участках у многих дубков подсыхала верхушка, листья желтели и заворачивались. Почти такие же результаты наблюдались и на участках, где дуб был засеян в кукурузную полосу.



На снимке (слева направо): студентки-дипломницы **М. Сливкова, Л. Смирнова** и **З. Орлова** в лаборатории кафедры высших растений.

Наблюдая за поведением дуба в условиях кулисных посадок (полосы посадки дуба чередуются с полосами сельскохозяйственных культур — кукурузы, пшеницы, ячменя), девушки пришли к выводу, что такой метод посадок наиболее благоприятен для роста дерева.

Каждый день можно видеть выпускниц на кафедре высших растений за обработкой материалов.

Когда возникали трудные, требующие разъяснения вопросы, на помощь к выпускникам приходили научные руководители: профессор К. И. Мейер и доцент М. Н. Прозина.

Дипломная работа студентки Барыкиной посвящена морфолого-анатомическому изучению корневой системы у корня отпрысковых пород.

**На снимке:** доцент **М. Н. Прозина** (сидит) консультирует выпускниц **З. Орлову** (стоит) и **Л. Тюрину** (справа).

Барыкина заинтересовалась проблемой укрепления оврагов, борьбы с эрозией почв.

— Чтобы укрепить овраги,— говорит студентка, нужно было

**Фото 3.** У порога большой жизни
(газета «Московский университет», 1951 г.)

**Фото 4.** Дипломники кафедры 1950–1951 учебного года, работающие в составе ботанического отряда, возглавляемого проф. Л.В. Кудряшовым на трассе Камышин–Сталинград:

Барыкина Римма, Смирнова Мила, Орлова Зоя, Тюрина Лариса и их руководитель Л.В. Кудряшов

**Фото 5.** Группа ботаников во главе с Л.В. Кудряшовым перед выездом в степь (Сталинград, 1950 г.)

**Фото 6.** Следы Великой Отечественной войны под Сталинградом (1950 г.)

В центре Л.В. Кудряшов, слева Л. Смирнова, Р. Барыкина, справа З. Орлова

**Фото 7.** Л.В. Кудряшов со студентками Л. Смирновой и З. Орловой при взятии первых проб молодых дубков, выросших под кулисной пшеницей (Елшанки, 1950 г.)

**Фото 8.** Камышинский опорный пункт ВНИАЛМИ (1951 г.)

Справа налево: зам. директора П.А. Иозус, Л.В. Кудряшов, О.В. Вальцова, Р.П. Барыкина

**Фото 9.** Камышинский опорный пункт. Исследование результатов зарастания корневыми отпрысками тополя осокоря склона действующего оврага (1950 г.)

Слева направо: Л.В. Кудряшов, Р.П. Барыкина, О.В. Вальцова, аспирант ВНИАЛМИ, П.А. Иозус

Леонид Васильевич осуществлял большую педагогическую и организационную работу. Склонность к педагогической деятельности у него появилась, по его словам, ещё в детстве и всегда находила практическое применение. Он превосходно читал лекции по общим и специальным курсам на дневном и вечернем отделениях: «Высшие растения», «Морфология растений», «География растений», «Систематика покрытосеменных», «Архегониальные растения». Все лекции были хорошо продуманы и глубоки по содержанию. Леонид Васильевич обладал редкой способностью самые сложные проблемы излагать ясно и понятно. Он также вёл практические и семинарские занятия со студентами кафедры, летом – флористическую практику в Лужках, Звенигороде, увлечённо проводил весенние и летние экскурсии по Подмосковью (Ромашково, Абрамцево, Мураново, Косино, Лосиный остров и др.) (фото 10). Наряду с работой в Московском университете Леонид Васильевич читал лекции по многим ботаническим курсам в Московском государственном педагогическом институте имени В.И. Ленина, Ярославском педагогическом институте и в других учебных заведениях.

Большое значение Леонид Васильевич придавал совершенствованию учебного процесса. Ему принадлежит инициатива организации и проведения первой выездной флористической практики студентов кафедры высших растений в Восточных Карпатах (1958) (фото 11). От базы географического факультета МГУ, расположенной в районе полонины Апшинец (900 м н.у.м.), совершалось восхождение на полонины Ровна (1250 м н.у.м.), Близницу (1800 м н.у.м.), Говерлу и Медвежью (более 2000 м н.у.м.) Экскурсоводом часто был крупнейший специалист по флоре Карпат, друг семьи Кудряшовых, профессор Ужгородского университета С.С. Фодор.

**Фото 10.** Экскурсия преподавателей на лесное болото близ д. Муравьёво (1961 г.)

Слева направо: Л.В. Кудряшов, О.В. Вальцова, Я.И. Старобогатов (зоолог), Р.П. Барыкина

**Фото 11.** Студенты на флористической практике в Карпатах (1958 г.) во главе с Л.В. Кудряшовым

1-ый ряд (слева направо): Е. Савич, Т. Веселова, Н. Ерёменко (Филина); 2-ой ряд: Е. Дубровская, Г. Халипова, Н. Абрамова, Л. Полторацкая, Е. Лысенко, Л. Дубовая, И. Буева; 3-ий ряд: О.В. Вальцова, Л.В. Кудряшов, М. Кудряшова

По проложенному Леонидом Васильевичем маршруту эту практику в течение нескольких последующих лет осуществлял профессор Николай Николаевич Каден. В 1965 г. благодаря усилиям Леонида Васильевича студенты старших курсов кафедры впервые вместе с геоботаниками и зоологами позвоночных смогли пройти зональную практику, оставившую неизгладимые сильные впечатления от увиденного разнообразия закономерно меняющихся ландшафтов, поразительного богатства растительного и животного мира в разных природных зонах. Маршрут проходил, начиная с зоны широколиственных лесов (Тульские засеки), далее на юг через лесостепь, степь, полупустыни, Кубанские плавни до Кавказа (Теберда). К сожалению, эта весьма полезная для студентов практика просуществовала недолго. Однако она позволила Р.П. Барыкиной, принявшей участие в её проведении в качестве преподавателя, собрать большой материал, положивший начало разделу большого практикума «Экологическая анатомия цветковых растений».

С «подачи» Леонида Васильевича в дни зимних каникул студенты кафедры выезжали во главе с В.Н. Веховым в разные годы в Батумский ботанический сад, Сочинский дендрарий или Никитский ботанический сад для ознакомления с субтропической флорой.

При заведовании Леонидом Васильевичем кафедрой значительно возросло число спецкурсов и практикумов: «Эмбриологию растений» читала Вера Алексеевна Поддубная-Арнольди, «Гистохимию» – Наталья Васильевна Цингер, а практикум вела Татьяна Павловна Баранова, «Культурные растения» читал Владимир Николаевич Вехов, «Экологическую анатомию» – Римма Павловна Барыкина. Несколько позже в учебный план кафедры был введён курс «Палинология», который читал Артемий Николаевич Сладков. Преимущественно из выпускников кафедры была организована возглавляемая Людмилой Александровной Козяр палинологическая группа, активно выполняющая заказы медицинских, геологических и других организаций на проведение спорово-пыльцевого анализа с использованием световой и электронной микроскопии. В 1968 г. была организована лаборатория «Экспериментальной эмбриологии». Заведующий лабораторией Игорь Павлович Ермаков наряду с научными исследованиями читал лекции, проводил занятия большого практикума по «Цитологии растений». Лаборатория существовала на кафедре высших растений недолго и в 1975 г. перешла в ведение кафедры физиологии растений.

Большое внимание Л.В. Кудряшов уделил издательской работе. Он – автор многих учебников и учебных пособий для университетов и педагогических институтов. Из них следует особо отметить созданный совместно с П.А. Генкелем учебник «Ботаника» для учительских институтов, выдержавший ряд изданий (1950, 1952, 1964), переведённый на языки бывших союзных республик, а также на болгарский, немецкий и китайский. Леонид Васильевич – соавтор учебников «Систематика растений» (1962, 1975), «География растений» (1954, 1961) (переведённого на корейский язык) и «Ботаника с основами экологии» (1979). Кроме того, он является автором учебно-методического пособия по систематике и географии растений для студентов-заочников учительских институтов (1949), программ, 10 серий учебно-наглядных пособий и свыше 130 уникальных учебно-методических таблиц, полностью охватывающих весь курс ботаники, выдержавших несколько изданий как весьма ценных для совершенствования преподавания предмета в средней школе. По ним изданы специальные «Руководства для учителя». Творческий подход, тесная связь с учите-

лями средней школы, понимание необходимости разработки методических вопросов преподавания ботаники позволяют считать Леонида Васильевича одним из крупных методистов в области биологии.

Нельзя не отметить огромную научно-популяризаторскую работу Леонида Васильевича. Он редактировал многие научные монографии и книги, в том числе: В.Л. Комаров «Введение в ботанику» (1949), П.М. Жуковский «Ботаника» (1949), П.В. Алёхин «География растений» (1950), А.В. Кожевников «По тундрам, лесам, степям, пустыням» (1951), А. Имс «Морфология растений» (редактор перевода с английского) (1964), Л.И. Курсанов и др. «Ботаника, Т. 1. Анатомия и морфология растений» (1966), К.И. Мейер «Иван Николаевич Горожанкин и его роль в развитии русской ботаники (1848-1904)» (1966), К. Эсау «Анатомия растений» (редактор перевода с английского) (1969). Леонид Васильевич был научным консультантом разделов по морфологии, эмбриологии и анатомии растений третьего издания БСЭ и автором многих опубликованных в ней статей.

Научно-организационная деятельность Л.В. Кудряшова отличалась многогранностью. Он был заместителем председателя Московского отделения Всесоюзного ботанического общества (член общества с 1939 г.), заместителем председателя Научно-технического совета Министерства высшего образования СССР, членом редакционной коллегии «Ботанического журнала», Экспертной комиссии Высшей аттестационной комиссии при Министерстве высшего и среднего специального образования СССР, Национального комитета советских биологов, Координационного научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», членом Учебно-методического совета Министерства просвещения РСФСР.

Л.В. Кудряшов награждён орденом «Знак почёта», медалью «За доблестный труд» в ознаменование 100-летия В.И. Ленина, грамотой за успехи в издании учебно-педагогической литературы для советской школы, почётной грамотой за создание серии таблиц «Основные группы растений», одобренной жюри I-ого Всесоюзного конкурса на лучшее учебно-наглядное пособие, персональным дипломом за высокое качество авторской разработки учебных таблиц серии «Ботаника», почётной грамотой за плодотворную деятельность в создании советской энциклопедической литературы в связи с 50-летием со дня основания издательства «Советская энциклопедия».

Необходимо упомянуть и о личных качествах Л.В. Кудряшова. Будучи от природы человеком необыкновенно добрым, внимательным, отзывчивым, высоко интеллигентным, хорошо расположенным к людям, Леонид Васильевич с первого знакомства подкупал простотой общения, деликатностью и полным отсутствием какого-либо высокомерия (фото 12). Обладая обширными познаниями, он умел простой беседой возбудить интерес молодёжи к науке, зажечь исследовательский энтузиазм, вовлечь в обсуждение различных проблем. При этом он никогда не стеснял учеников в выборе объектов и методов исследования и лишь умело направлял их инициативу.

Коллеги и ученики относились к Леониду Васильевичу с чувством глубочайшего уважения и благодарности. К нему можно было обратиться в любое время с любой проблемой, зная, что он всегда внимательно выслушает, поддержит морально (тому пример – непростая защита докторской диссертации выпускницы кафедры Н.П. Соколовой), даст дельный совет, при необходимости снабдит литературой, а

порой и материалом из собственноручно созданного на даче в Семхозе коллекционного участка, включающего большое видовое разнообразие растений, выращенных из семян.

**Фото 12.** На даче Ирины Павловны Кочемаровой (1963 г.)

Слева направо: её муж Н.А. Кочемаров, Р.П. Барыкина, геолог, друг Л.А. Козяр, сама Л.А. Козяр, Л.В. Кудряшов; стоит Ирина Павловна

У Леонида Васильевича была прекрасная полночленная дружная семья: жена Ирина Вениаминовна по профессии физиолог растений, замечательный друг и помощник, две дочери – Марина закончила Московскую консерваторию по классу фортепиано, Изольда – филологический факультет МГПИ. Дом Кудряшовых всегда был гостеприимно открыт для коллег, многочисленных друзей, приезжавших из разных городов бывших республик Советского Союза, аспирантов, студентов. В доме прежде всего поражала богатая библиотека, охватывающая разные разделы биологии, астрономии, истории, архитектуры, искусства и др. Многочисленные книги служили не для заполнения полок, а были рабочими, ими часто пользовались многие сотрудники и студенты кафедры. Вторая замечательная деталь интерьера – рояль, на котором Леонид Васильевич превосходно музицировал.

Леонид Васильевич был высокообразованным и всесторонне одарённым человеком. Он писал стихи, сочинял музыкальные произведения, состоял в обществе композиторов-любителей при Московской консерватории, прекрасно знал и исполнял классическую и современную музыку, организовывал для молодёжи музыкальные вечера, ставил домашние спектакли, в которых принимали участие и сотрудники кафедры, в их числе Л.Н. Кострикова.

Обширная эрудиция Леонида Васильевича Кудряшова во многих областях знаний, большой диапазон научной информации, богатый педагогический опыт в сочетании с чисто личными качествами оставили неизгладимый, тёплый, благодарный след в памяти его учеников, коллег, друзей и всех, кому посчастливилось его близко знать.

## ПУБЛИКАЦИИ Л.В. КУДРЯШОВА


1. Кудряшов Л.В., Кац Н.Я., Эпштейн В.М. 1935. О торфяниках дельты Северной Двины // Землеведение. Т. 37. № 4. С. 303–320.

2. Навашин М.С., Яковлев К.Ф., Кудряшов Л.В., Суетова Л.Г., Кожевников А.В., Нагибина М.П., Транковский Д.А. 1936. Ботанический сад Московского государственного университета: Путеводитель. 4-е изд. – М. 86 с.

3. Кудряшов Л.В. 1938. Материалы к географии сфагновых мхов. Сфагновые мхи Горьковского и Кировского краёв // Учёные записки Московского университета. Т. 22. С. 47–67.

4. Кудряшов Л.В. 1940. Некоторые закономерности в распределении сфагновых мхов в Европейской части СССР // Труды ботанического сада МГУ. Т. 3. С. 120–162.

5. Кудряшов Л.В. 1945. Географическое распространение рода Sphagnum в Европейской части СССР // Учёные записки Московского университета. Т. 82. С. 96–102.

6. Кудряшов Л.В. 1945. Швеция. Растительность // Скандинавские страны. – М.: ГИСЭ; ОГИЗ. С. 11.

7. Кудряшов Л.В. 1945. Норвегия. Растительность // Скандинавские страны. – М.: ГИСЭ; ОГИЗ. С. 75.

8. Кудряшов Л.В. 1945. Дания. Растительность // Скандинавские страны. – М.: ГИСЭ; ОГИЗ. С. 135–136.

9. Кудряшов Л.В. 1945. Исландия. Растительность // Скандинавские страны. – М.: ГИСЭ; ОГИЗ. С. 186.

10. Кудряшов Л.В. 1946. Лекарственные растения // Естествознание в школе. № 1. С. 147–158.

11. Кудряшов Л.В. 1947. Ботаника. Естественно-географическое отделение: Контрольные работы для заочников учительских институтов. – М. 8 с.

12. Кудряшов Л.В. 1947. Турция: Растительность // Большая советская энциклопедия. Т. 55. – М.: ГИСЭ. С. 331–335.

13. Кудряшов Л.В., Уранов А.А. и др. 1949. Контрольные работы по курсам ботаники и зоологии. – М.: Учпедгиз. 72 с.

14. Кудряшов Л.В. 1949. Ботаника: Учебно-методическое пособие для студентов-заочников учительских институтов. Ч. 2. Систематика и география растений. – М.: Учпедгиз. 120 с.

15. Генкель П.А., Кудряшов Л.В. 1950. Ботаника: Учебное пособие для учительских институтов. – М.: Учпедгиз. 336 с.

16. Кудряшов Л.В. 1951. Мейер К.И. К семидесятилетию со дня рождения // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 56. № 6. С. 78–83.

17. Генкель П.А., Кудряшов Л.В. 1952. Ботаника: Учебное пособие для учительских институтов. Изд. 2-е, испр. – М.: Учпедгиз. 560 с.

18. Вальцова О.В., Кудряшов Л.В. 1954. Анатомо-морфологические исследования дуба, развивающегося под покровом сельскохозяйственных культур // Труды института леса. Т. 21. С. 97–107.

19. Генкель П.А., Кудряшов Л.В. 1957. Ботаника. Т. 1. – Пхеньян. 314 с. [на корейском языке].

20. Генкель П.А., Кудряшов Л.В. 1958. Ботаника. Т. 2. – Пхеньян. 298 с. [на корейском языке].

21. Алёхин В.В., Кудряшов Л.В., Говорухин В.С. 1961. География растений с основами ботаники: Учебник для естественно-географических ф-тов педагогических институтов. – М.: Учпедгиз. 520 с.

22. Алёхин В.В., Кудряшов Л.В., Говорухин В.С. 1961. География растений с основами ботаники: Учебник для естественно-географических ф-тов педагогических институтов. Изд. 2. – М.: Учпедгиз. 532 с.

23. Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. 1962. Систематика растений: Учебник для педагогических институтов. – М.: Учпедгиз. 726 с.

24. Барыкина Р.П., Кудряшов Л.В., Класова А.Н. 1963. Строение и формирование стлаников у *Pinus mugho* Scop. и *Juniperus sibirica* Burgsd. в Восточных Карпатах // Бот. журн. Т. 48. № 7. С. 949–964.

25. Кудряшов Л.В., Савич Е.И. 1963. Некоторые данные к эмбриологии *Alisma plantago-aquatica* L. // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 68. № 1. С. 147–152.

26. Кудряшов Л.В., Савич Е.И. 1968. Некоторые данные к эмбриологии *Alisma plantago-aquatica* L. // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 68. № 4. С. 50–63.

27. Генкель П.А., Кудряшов Л.В. 1964. Ботаника: Пособие для учителей. Изд. 3-е, перераб., доп. – М.: Просвещение. 695 с.

28. Кудряшов Л.В. 1964. Происхождение односемядольности и значение эмбриологических признаков для построения системы Helobiae // Ред. А.В. Благовещенский, В.Н. Тихомиров . Второе Московское совещание по филогении растений 20–25 марта 1964 г. Тезисы докладов. – М.: МОИП. С. 29–31.

29. Кудряшов Л.В. 1964. Происхождение односемядольности (на примере Helobiae) // Бот. журн. Т. 49. № 4. С. 473–486.

30. Кудряшов Л.В. 1964. Предисловие // Имс А. Морфология цветковых растений. – М.: Мир. С. 5–6.

31. Кудряшов Л.В., Барыкина Р.П. 1964. Биология и формирование стланиковой структуры у *Alnus viridis* DC. в Восточных Карпатах // Первая годичная научная отчётная конференция Биолого-почвенного факультета МГУ, 9–12 марта 1964 г. (Рефераты докладов). – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 205–206.

32. Кудряшов Л.В., Прозоровский Н.А., Транковский Д.А. 1964. Гуго Эдгарович Гроссет (к 60-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 49. № 2. С. 298–300.

33. Кудряшов Л.В. 1965. Половое размножение растений // Детская Энциклопедия. Т. 4. – М.: Просвещение. С. 99–107.

34. Кудряшов Л.В. 1965. Растительность тундр // Детская Энциклопедия. Т. 4. – М.: Просвещение. С. 140–145.

35. Кудряшов Л.В. 1965. История болота // Детская Энциклопедия. Т. 4. – М.: Просвещение. С. 155–160.

36. Кудряшов Л.В. 1966. Послесловие // Мейер К.И. Иван Николаевич Горожанкин и его роль в развитии русской ботаники (1848 – 1904). – М. С. 94–96.

37. Кудряшов Л.В., Барыкина Р.П. 1966. Биология и формирование стланиковой структуры у *Alnus viridis* DC. в Восточных Карпатах // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 72. № 2. С. 39–53.

38. Савич Е.И., Кудряшов Л.В. 1966. Новые данные о формировании зародыша у однодольных // Тезисы Третьей годичной научной отчётной конференции МГУ, биологический факультет. – М.

39. Кудряшов Л.В. 1966. Конференция, посвящённая памяти профессора К.И. Мейера // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед. № 5. С. 125–126.

40. Кудряшов Л.В. 1966. Происхождение наземной растительности (выход растений на сушу) // Биология в школе. № 5. С. 7–19.

41. Поддубная-Арнольди В.А., Кудряшов Л.В. 1967. Успехи эмбриологии покрытосеменных растений в СССР // Биол. науки. № 7. С. 7–17.

42. Кудряшов Л.В. 1967. Кафедра высших растений (1918–1967) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почв. № 5. С. 64–71.

43. Кудряшов Л.В. 1967. Константин Игнатьевич Мейер (5.V.1881 – 20.III.1965) // А.Н. Сладков (ред.). Морфология растений: Сборник статей, посвящённый памяти профессора К.И. Мейера. – М.: Наука. С. 3–24.

44. Кудряшов Л.В. 1968. Состояние и задачи морфологии растений // Всес. межвуз. конф. по морфологии растений: Рефераты докладов. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 8–10.

45. Кудряшов Л.В., Савич Е.И. 1968. Эмбриология *Zostera marina* L. в связи с вопросом о морфологической природе «семядоли» у однодольных // Морфология растений. – М.: Наука.

46. Кудряшов Л.В., Савич Е.И. 1969. К эмбриологии рода *Butomus* // Морфология цветковых растений. – М.: Наука.

47. Кудряшов Л.В. 1969. Предисловие // Эсау К. Анатомия растений. – М.: Мир. С. 5–6.

48. Петришина О.Л., Кудряшов Л.В., Телитченко М.М., Быков Б.Б., Ковалёва Г.Е. 1969. Что показали вступительные экзамены по биологии // Биология в школе. № 1. С. 80–83.

49. Кудряшов Л.В., Барыкина Р.П. 1970. Морфогенез и строение взрослых растений, относящихся к жизненной форме стланиковых кустарников // Рефераты докладов на Всесоюзном симпозиуме по изучению морфологических основ онтогенеза травянистых растений. – Ставрополь. С. 39–42.

50. Вехов В.Н., Горленко М.В., Каден Н.Н., Кудряшов Л.В., Транковский Д.А. 1971. Программа курса «Ботаника» для государственных университетов. Специальность – Биология. – М.: Изд-во Моск. ун-та.

51. Кудряшов Л.В. 1972. Жилкование // Большая советская инциклопедия. Т. 9. – М.: Изд-во Сов. Энциклопедия. С. 640.

52. Кудряшов Л.В., Барыкина Р.П., Пугачёва Л.Н. 1973. Формирование стланиковой формы куста у гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *B. nana* L. // Бот. журн. Т. 58. № 1. С. 53–64.

53. Барыкина Р.П., Кудряшов Л.В. 1973. Анатомическое исследование гипоарктических кустарников *Betula exilis* Sukacz. и *B. nana* L. // Бот. журн. Т. 58. № 3. С. 421–428.

54. Кудряшов Л.В. 1973. Карпология // Большая советская энциклопедия. Т. 11. – М.: Изд-во Сов. энциклопедия. С. 457.

55. Кудряшов Л.В. 1973. Клубень // Большая советская энциклопедия. Т. 12. – М.: Изд-во Сов. энциклопедия. С. 325.

56. Кудряшов Л.В. 1973. Корнеплоды // Большая советская энциклопедия. Т.13. – М.: Изд-во Сов. энциклопедия. С. 190.

57. Кудряшов Л.В. 1973. Кущение // Большая советская энциклопедия. Т. 14. – М.: Изд-во Сов. энциклопедия. С. 65.

58. Кудряшов Л.В. 1974. Макрофиллы // Большая советская энциклопедия. Т. 15. – М.: Изд-во Сов. энциклопедия. С. 250.

59. Кудряшов Л.В. 1974. Махровость // Большая советская энциклопедия. Т. 15. – М.: Изд-во Сов. энциклопедия. С. 256.

60. Кудряшов Л.В. 1974. Микроспора // Большая советская энциклопедия. Т. 16. – М.: Изд-во Сов. энциклопедия. С. 241.

61. Кудряшов Л.В. 1974. Многолетники // Большая советская энциклопедия. Т. 16. – М.: Изд-во Сов. энциклопедия. С. 370.

62. Комарницкий Н.А., Кудряшов Л.В., Уранов А.А. 1975. Ботаника: Учебник для студентов биологических ф-тов педагогических институтов. Изд. 7-е, перераб. – М.: Просвещение. 608 с.

63. Кудряшов Л.В. 1975. Подсемядольное колено // Большая советская энциклопедия. Т. 20. – М.: Изд-во Сов. энциклопедия. С. 133.

64. Кудряшов Л.В. 1975. Полиэмбриония // Большая советская энциклопедия. Т. 20. – М.: Изд-во Сов. энциклопедия. С. 230.

65. Кудряшов Л.В. 1975. Придаточные органы // Большая советская энциклопедия. Т. 20. – М.: Изд-во Сов. энциклопедия. С. 568.

66. Кудряшов Л.В. 1975. Псаммофиты // Большая советская энциклопедия. Т. 21. – М.: Изд-во Сов. энциклопедия. С. 182.

67. Кудряшов Л.В., Родионова Г.Б., Гуленкова М.А., Козлова В.Н. 1979. Ботаника с основами экологии: Учебное пособие для педагогических институтов по специальности 2121 «Педагогика и методика начального обучения». – М.: Просвещение. 320 с.

# ОСОБЕННОСТИ МОХОВОГО ПОКРОВА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ПЕРИФЕРИИ АНАБАРСКОГО НАГОРЬЯ И СОПРЕДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЙ

***В.Э. Федосов***

Fedosov V.E. MAIN FEATURES OF MOSS FLORA AND MOSS VEGETATION OF ANABAR PLATEAU AND ADJACENT TERRITORIES. Moss flora of Continental Taimyr Eastern part has been explored over 9 years and by now has reached a number 529 species, being the richest one in Russian Subarctic. Geological structure of the territory as well as its climatic conditions and vegetation are described. Features of the territory, making studied moss flora most diverse in Russian Subarctic are discussed. Taxonomical and ecological analyses of studied flora are provided. Unexpectedly high amount of Pottiaceae, being characteristic for xeric areas, is not typical for Arctic and Subarctic regions. Peculiar composition of leading genera is revealed and discussed. Distribution of mosses in 15 recognized types of habitats and moss communities of studied territory are observed.

## Введение

История изучения бриофлоры Таймыра насчитывает более 150 лет. Однако до начала XXI века все работы, содержащие сколько-нибудь существенные данные о бриофлоре его территории, относятся к полуострову Таймыр или к плато Путорана. Единственные более или менее полные данные о локальной бриофлоре Восточного Таймыра относятся к Северо-Сибирской низменности, к окрестностям стационара Ары-Мас (Афонина, 1979, Федосов, Афонина, 2009). Восточные и южные районы Анабарского плато с бриофлористической точки зрения также практически не изучены. Ближайшие обследованные районы находятся южнее, в верховьях Вилюя (Кильдюшевский, 1958) и его притока Далдына (Лукичёва, 1963, Абрамова, Абрамов, 1984), расположенных близ 66-го градуса широты и отстоящих от центра Анабарского нагорья на 500 км. В Якутии ближайшие обследованные районы расположены в бассейне р. Лены и её притока – р. Муны (Иванова, 2004) и удалены от центральных районов Анабарского нагорья примерно на то же расстояние. Оленёкский район Якутии, к которому относятся эти территории, является наименее изученным флористическим районом Якутии; на настоящий момент для него приводится 192 вида и 2 разновидности мхов (Иванова и др., 2005). Недавно была опубликована первая в достаточной мере полная сводка по бриофлоре Анабарского нагорья и сопредельных территорий (Fedosov et al., 2011), в которой приводится карта точек сбора мхов, аннотированный список не опубликованных ранее находок, а также краткий аннотированный список бриофлоры, включающий 520 видов, рассматриваются основные её особенности. Согласно представленным данным, бриофлора Анабарского нагорья и сопредельных территорий является богатейшей региональной бриофлорой в российской Субарктике. Анализ её представлен в настоящей работе.

## Природные условия Анабарского нагорья и сопредельных территорий

Анабарский массив (Анабарская синеклиза) сформирован выходом архейского кристаллического фундамента на северной границе Средне-Сибирского плоскогорья. Он представляет собой приподнятую денудационную равнину, неоднородную по строению, составу горных пород и ландшафтной структуре и характеризующуюся концентрическим строением. Центр массива сформирован выходящим на поверхность участком архейской платформы, сформированной кристаллическими

сланцами, гнейсами, мигматитами с прослойками кварцитов, гранулитов, мраморов, а также плагиоклазами и прорванной интрузиями гранитов. По периферии массива на архейских кристаллических породах залегают синийские красноцветные песчаники, которые к западу сменяются среднепротерозойскими красноцветными известняками, слоистыми строматолитовыми доломитами и аргиллитами. К западу от них на поверхность выходит мощный пласт кембрийских доломитов и доломитов кындынской свиты. Районы распространения карбонатных пород представлены слегка холмистыми плато с высотами до 280–350 м, поверхность которых расчленена долинами рек, часто заключёнными в скалистые каньоны. На западе карбонатные породы западного обрамления Анабарского плато сменяются трапповыми массивами Котуйского плато (восточная периферия плато Путорана), сформированными средними-ультраосновными базальтоидами. Район контакта западной периферии Анабарского плато и Котуйского плато также характеризуется выходом на поверхность весьма многочисленных и разнообразных по составу интрузивных тел ультрабазитов. Наиболее крупными из них являются интрузивные массивы Кугда, Одихинча (сиениты, ийолиты, мельтейгиты) и Маймеча-Котуйская интрузия (дуниты, перидотиты, пироксениты). К этому же району приурочены локальные выходы ордовикских-пермских осадочных пород, представленные органогенными известняками, обызвесткованными песчаниками, углями. На севере песчаники, обрамляющие Анабарский щит, граничат с Попигайской астроблемой, которая представляет собой обширную депрессию с отметками днища 50–100 м. Она выполнена преимущественно четвертичными речными отложениями и окаймлена на западе грядами импактных пород андезито-базальтового состава, а также конгломератными массивами. На севере горные районы граничат с озёрно-аккумулятивной Северо-Сибирской низменностью, сформированной флювиогляциальными песками, моренными отложениями и выходами глин (Пармузин, 1964).

Анабарское нагорье расположено в континентальной области субарктического пояса. Одной из определяющих черт климата является низкая норма осадков, составляющая около 250 мм в год (рис. 1).

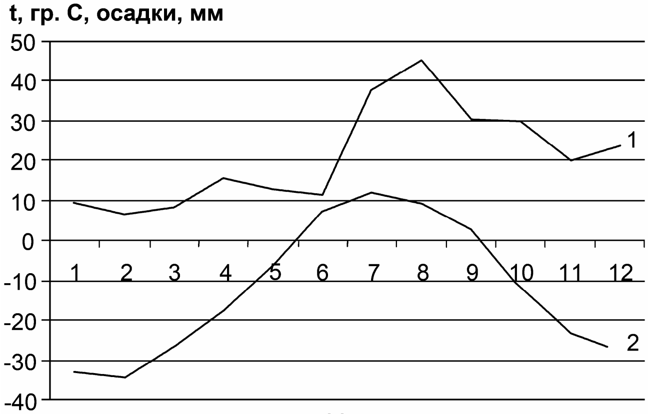



**Рис. 1.** Годовой ход температуры и осадков по данным метеостанции с. Хатанга за период 1990–2004 гг.
1 – осадки, 2 – температуры

Среднегодовая температура составляет около –14°C. Зима очень холодная, средняя температура января составляет –34°C (см. рис. 1), абсолютный минимум температуры опускается до –60°C, средний из абсолютных ежегодных минимумов составляет –56°C. Период с отрицательными среднесуточными температурами длится около 260 дней. Снежный покров устанавливается в сентябре–октябре и в основном сходит в июне. Из-за сильных ветров глубина снежного покрова варьирует в зависимости от рельефа: выпуклые склоны могут быть лишены снежного покрова, в то время как в долины ручьёв наметает многометровые толщи снега. По крутым горным склонам холодных экспозиций на высотах более 300 м формируются многолетние снежники. Летом обследованная территория попадает в зону деятельности Восточно-Сибирской области высокого атмосферного давления. В конце июня–июле здесь часто устанавливается жаркая погода с температурными максимумами до 38,3°C при среднесуточной температуре июля около 12°C, во второй половине дня обычны грозы. Вторая половина лета обычно дождливая и холодная, максимум осадков приходится на август. Исследованная территория преимущественно относится к подзоне гипоарктических северотаёжных лесов и редколесий (Гипоарктический ботанико-географический пояс. Юрцев, 1966), бореально-арктический экотон (Юрцев и др., 2004). Е.Б. Поспелова и И.Н. Поспелов (2007) относят южные районы обследованной территории к полосе горных северотаёжных лесов и горных тундр северной периферии плато Путорана и Анабарского, более северные – к полосе равнинных предтундровых редколесий и редкостойных северотаёжных лесов. Растительность горных районов Анабарского плато характеризуется высотной поясностью, выраженной в большей или меньшей степени в зависимости от преобладающей горной породы. В районах, сформированных бескарбонатными породами в долинах и нижнем поясе гор, господствуют редкостойные, а местами достаточно сомкнутые леса из *Larix gmelinii.* На юге территории они поднимаются в горы до высоты 500 м. Основными сообществами лесного пояса являются кустарничково-моховые лиственичники.

## Материалы и методы

Целью проведённой работы было выявление полного состава региональной бриофлоры Восточно-Таймырской Субарктики на сравнительно небольшой площади, пригодной для анализа методами сравнительной флористики. Следуя мнению А.В. Щербакова (2011), территория исследования региональной флоры была ограничена площадью 100 000 км². Большинство отечественных флористических работ весьма скупо останавливается на методологических аспектах флористических исследований. С одной стороны, это кажется оправданным в силу кажущейся очевидности базовых подходов к выявлению биоразнообразия. С другой стороны, качественной методологической базы как некой совокупности рецептов, позволяющих исследователю получить качественный результат, классические работы отечественных авторов не дают. Не решена эта проблема и на сравнительно популярном у флористов уровне «конкретных флор» Толмачёва, единственном уровне, для флоры которого заданы чёткие критерии проведения границ и площади выявления. При этом в рамках границ территории выявления «конкретной флоры» постулируется ландшафтная однородность обследуемой территории, однако очевидно, что понятие «однородность» для такого сложного явления, как ландшафтная структура территории, относительна и требует введения каких-то критериев. В самом деле, площадь 100 км², занятая одним типом ландшафтного урочища – ситуация исключительно

редкая. В то же время допустимые «пределы варьирования» ландшафта (например, на уровне категорий ландшафтной классификации) в классических работах не оговариваются. Следует также отметить, что в горных районах с сильно расчленённым рельефом и значительной пестротой горных пород (а к таким районам относится в частности и Анабарское нагорье) метод конкретных флор оказывается вовсе не применим. Инструментом, позволяющим увязать методологические аспекты флористических работ с ландшафтной структурой местности, является так называемая концепция ключевых территорий. Согласно ей, при изучении региона, сплошное обследование которого невозможно, необходимо выявление парциальных флор всех типов местообитаний, представленных на данной территории, причём среди однотипных местообитаний предпочтение следует отдавать наиболее типичным (развитым). Этот принцип был положен и в основу полевой работы на Анабарском нагорье.

В основу опубликованного ранее списка и настоящей работы положены данные, собранные автором и коллективом Таймырского государственного заповедника с 2003 по 2011 г. в центральных районах и на северо-западной периферии Анабарского нагорья, а также на сопредельных территориях в пределах Таймырского муниципального района. Восточная граница обследованной территории проходит по 112° в.д., южная – по 70° с.ш., с запада она ограничена водоразделом бассейнов рек Маймечи и Большой Романихи, с северо-запада прямой, проведённой от устья р. Маймечи до устья р. Захаровой Россохи, с Севера – прямой, проведённой от устья р. Захаровой Россохи до устья р. Попигай и побережьем моря Лаптевых. Общая площадь обследованной территории составила около 100 000 км$^2$. Сравнительная компактность исследованного региона компенсируется исключительной его труднодоступностью, а сложное геологическое строение и ландшафтная структура территории обуславливают необходимость многочисленных адресных забросок, протяжённых пеших маршрутов и т.п. При выявлении основных типов местообитаний мхов на обследованной территории были использованы геологические карты территории и космоснимки Landsat 7.0, позволяющие получить представление об особенностях ландшафтной организации территории. Общая протяжённость полевых маршрутов составила около 5000 км, при этом было собрано свыше 10 000 образцов мхов.

### Богатство флоры

Fedosov et al. (2011) приводят для Анабарского нагорья и сопредельных территорий 520 видов мхов. Очевидно, это число не окончательное, в частности потому, что в нашем случае уже к публикации этой работы существовали данные о произрастании на этой территории ещё 3-х видов мхов, 2 из которых – провизорные подготовленные к описанию представители родов *Schistidium* и *Encalypta*, третий вид – недавно описанный представитель рода *Sphagnum,* выявленый монографом этого рода впервые в России, так что публикация его не является нашей прерогативой. Один вид, *Bryhnia brachycladula*, указан для района ошибочно. Дальнейшая обработка коллекций добавила к существующему списку ещё 7 видов мхов (Fedosov, unpublished). Таким образом, в нижеследующий анализ включены 529 видов. Несмотря на сравнительно незначительную площадь обследованной территории, по богатству она ощутимо превышает даже хорошо изученные бриофлоры крупных приокеанических регионов Субарктики и Арктики: бриофлора Мурманской области насчитывает 461 вид (Шляков, Константинова, 1982; Белкина и др., 1991; Константинова и др., 1993; Ignatova et al., 2006 и др.), Европейского Северо-Востока – 455 видов (Железнова

1994; Железнова, Шубина, 1998; Железнова, 2006; Федосов, Игнатова, 2006), Чукотки – 470 (Афонина, 2004; Afonina, 2006 с дополн.), п-ов Таймыр – 310 видов (Федосов, 2007б с дополн.), Арктической Аляски – 460 (Steere, 1978). Бриофлоры регионов, расположенных южнее, также оказываются беднее: бриофлора Бурятии насчитывает 455 видов (Тубанова, 2008), Алтая – 480 видов (Ignatov, 1994), Монголии – 456 (Tsegmed, 2010). Выявленное богатство флоры позволяет сравнивать изученную территорию с такими крупными регионами, как Урал (530 видов, Дьяченко, 1999), п-ов Камчатка (около 530, Czernyadjeva 2005; Чернядьева, 2006; Федосов, 2006б; Чернядьева, 2008; Чернядьева, неопубл.) и Якутия (523 вида, Иванова, 2010). Следует отметить, что последней исследованная бриофлора уступает по площади более чем в 30 раз. Региональные бриофлоры субарктических территорий, соответствующих исследованной территории по площади, обычно существенно беднее: Полярный Урал – 358 вида (Дьяченко, 2006), плато Путорана – 262 (Чернядьева, 1990 с дополн.), Яно-Индигиркский р-н Якутии – 387 (Иванова и др., 2005) и т.д. Такое разнообразие флоры мхов, на наш взгляд, связано со следующими особенностями изученной территории:

- очень высоким уровнем ландшафтного разнообразия;
- значительным разнообразием горных пород;
- особенностями положения исследованного района и формирования его бриофлоры, следствием которых является значительная географическая и генетическая её неоднородность и хорошая представленность разных географических элементов;
- использованием новых, часто более дробных концепций видов в некоторых родах и участием монографов в определении материала по ним.

Сравнение богатства исследованной бриофлоры с более или менее полно выявленными бриофлорами некоторых европейских стран (Fedosov et al., 2011) свидетельствует о сопоставимости представленных данных, даже несмотря на то что в океаническом климате богатство региональных бриофлор существенно возрастает (Ignatov, 1993). Из проделанного сравнения с достаточной степенью надёжности можно сделать только один вывод: подавляющее большинство региональных бриофлор российской Субарктики выявлены совершенно недостаточно (исключение составляет, возможно, только Мурманская область), более или менее полные данные существуют лишь по крупным регионам, частично выходящим за пределы Субарктики.

К сожалению, единственный доступный метод оценки степени выявленности бриофлоры – сравнение с данными по сопредельным регионам, указывает скорее на их недостаточную исследованность, что не позволяет судить о полноте наших данных. Метод, предложенный для оценки степени выявленности флоры А.В. Щербаковым (2011), не подходит в нашем случае в силу субъективности выбора участка для флористического описания. В самом деле, подобные описания удобно делать в водоёмах, исследуя их «сплошь», но сплошное исследование наземной брио- как и сосудистой флоры быстро приведёт к насыщению вследствие сравнительного однообразия видового состава растений в основных типах местообитаний. В то же время новые виды продолжают выявляться, обычно за счёт изучения редких и специфических местообитаний, занимающих ничтожную площадь по сравнению с фоновыми. На существующем этапе почти любая новая находка – результат специального поиска.

Изученная бриофлора представляет существенную новизну и пополняет существующие данные о распространении ряда видов мхов: 9 видов (*Bryoerythrophyllum*

*latinervium, Pseudocrossidium obtusulum*, *Seligeria acutifolia, Sphagnum beringiense, Orthotrichum holmenii, Tortella densa, Tortula cuneifolia,* а также 2 из 3 видов, не опубликованных в работе Fedosov et al., 2011) были впервые приведены для территории России с территории Анабарского нагорья, однако в настоящее время для большинства из них найдены и другие местонахождения в её пределах. Пять видов (*Ditrichum zonatum, Fissidens exiguus, Microbryum davallianum, M. starckeanum, Tortula lanceola*) приводятся впервые для Азиатской России, ещё 73 вида – впервые для Красноярского края, 54 вида – впервые для Таймырского района (Федосов 2006а, 2007а, 2009; Федосов, Золотов, 2008 и др.).

## Таксономический анализ

На таксономической структуре флор как сосудистых растений, так и мохообразных в меньшей степени, чем на других флористических показателях, сказывается разница в величине исследованных площадей и неполнота инвентаризации, что делает их привлекательным объектом для сравнительно-флористического анализа. При этом рассмотрение таксономической структуры отдельных флор вызывает заслуженную критику, так как зачастую сводится к констатации малоинформативных показателей. В то же время рассмотрение интересных особенностей того или иного таксономического спектра в сравнительном аспекте, на взгляд автора, весьма оправданно.

Бриофлора Анабарского нагорья и сопредельных территорий представлена 529 видами, относящимися к 5 классам, 47 семействам и 159 родам (табл. 1). Выделения внутривидовых таксонов не проводилось.

*Таблица 1*

**Таксономическая структура бриофлоры Анабарского нагорья и сопредельных территорий**

| Семейство | Род и число видов в нём | Число видов | Доля, % | Число родов |
|---|---|---|---|---|
| Pottiaceae | *Aloina* (2), *Barbula* (4), *Bryoerythrophyllum* (4), *Didymodon* (9), *Gymnostomum* (2), *Hennediella* (1), *Hilpertia* (1), *Hymenostylium* (1), *Microbryum* (2), *Molendoa* (2), *Oxystegus* (1), *Pseudocrossidium* (1), *Pterygoneurum* (4), *Stegonia* (2), *Syntrichia* (5), *Tortella* (5), *Tortula* (12), *Trichostomum* (2), *Weissia* (1) | 19 | 61 | 11,5 |
| Grimmiaceae | *Bucklandiella* (2), *Codriophorus* (1), *Coscinodon* (2), *Grimmia* (17), *Indusiella* (1), *Jaffueliobryum* (1), *Niphotrichum* (3), *Racomitrium* (1), *Schistidium* (24) | 9 | 52 | 9,8 |
| Bryaceae | *Anomobryum* (1), *Bryum* (35), *Plagiobryum* (2) | 3 | 38 | 7,2 |
| Amblystegiaceae | *Amblystegium* (1), *Campyliadelphus* (1), *Campylidium* (1), *Campylium* (3), *Campylophillum* (1), *Cratoneuron* (2), *Drepanium* (1), *Drepanocladus* (5), *Hygroamblystegium* (2), *Hygrohypnum* (1), *Leptodictyum* (1), *Myrinia* (2), *Ochyraea* (4), *Palustriella* (1), *Pseudocalliergon* (3), *Tomentypnum* (1) | 16 | 30 | 5,7 |

| **Семейство** | **Род и число видов в нём** | **Число видов** | **Доля, %** | **Число родов** |
|---|---|---|---|---|
| Sphagnaceae | *Sphagnum* (28) | 1 | 28 | 5,3 |
| Dicranaceae | *Aongstroemia* (1), *Dicranella* (7), *Dicranum* (18), *Paraleucobryum* (1) | 4 | 27 | 5,1 |
| Brachytheciaceae | *Brachytheciastrum* (1), *Brachythecium* (13), *Eurhynchiastrum* (1), *Myuroclada* (1), *Sciuro-hypnum* (6) | 5 | 22 | 4,2 |
| Mniaceae | *Cinclidium* (4), *Cyrtomnium* (2), *Mnium* (6), *Plagiomnium* (5), *Pseudobryum* (1), *Rhizomnium* (3) | 6 | 21 | 4,0 |
| Rhabdoweisiaceae | *Amphidium* (2), *Arctoa* (1), *Cnestrum* (3), *Cynodontium* (4), *Dichodontium* (1), *Hymenoloma* (2), *Kiaeria* (4), *Oncophorus* (3), *Rhabdoweisia* (1) | 9 | 21 | 4,0 |
| Mielichhoferiaceae | *Mielichhoferia* (1), *Pohlia* (17) | 2 | 18 | 3,4 |
| Polytrichaceae | *Lyellia* (1), *Oligotrichum* (2), *Pogonatum* (2), *Polytrichastrum* (4), *Polytrichum* (7), *Psilopilum* (2) | 6 | 18 | 3,4 |
| Pylaisiaceae | *Breidleria* (1), *Calliergonella* (2), *Homomallium* (1), *Pseudohygrohypnum* (1), *Ptilium* (1), *Pylaisia* (2), *Stereodon* (9) | 7 | 17 | 3,2 |
| Plagiotheciaceae | *Herzogiella* (1); *Isopterygiopsis* (3), *Myurella* (4), *Orthothecium* (3), *Plagiothecium* (5), *Platydictya* (1) | 6 | 17 | 3,2 |
| Splachnaceae | *Aplodon* (1), *Splachnum* (4), *Tayloria* (3), *Tetraplodon* (5), *Voitia* (1) | 5 | 14 | 2,6 |
| Calliergonaceae | *Calliergon* (4), *Conardia* (1), *Loeskypnum* (1), *Straminergon* (1), *Warnstorfia* (6) | 5 | 13 | 2,5 |
| Encalyptaceae | *Bryobrittonia* (1), *Encalypta* (12) | 2 | 13 | 2,5 |
| Ditrichaceae | *Ceratodon* (2), *Distichium* (3), *Ditrichopsis* (1); *Ditrichum* (6), *Saelania* (1) | 5 | 13 | 2,5 |
| Orthotrichaceae | *Orthotrichum* (11), *Ulota* (1) | 2 | 12 | 2,3 |
| Seligeriaceae | *Blindia* (1), *Seligeria* (11) | 2 | 12 | 2,3 |
| Scorpidiaceae | *Hamatocaulis* (2), *Hygrohypnella* (2), *Sanionia* (2), *Scorpidium* (3) | 4 | 9 | 1,7 |
| Bartramiaceae | *Bartramia* (3), *Conostomum* (1), *Philonotis* (3), *Plagiopus* (1) | 4 | 8 | 1,5 |
| Fissidentaceae | *Fissidens* (6) | 1 | 6 | 1,1 |
| Hylocomiaceae | *Ctenidium* (1), *Hylocomiastrum* (1), *Hylocomium* (1), *Pleurozium* (1), *Rhytidiadelphus* (2) | 5 | 6 | 1,1 |
| Meesiaceae | *Amblyodon* (1), *Leptobryum* (1), *Meesia* (3), *Paludella* (1) | 4 | 6 | 1,1 |
| Timmiaceae | *Timmia* (6) | 1 | 6 | 1,1 |
| Andreaeaceae | *Andreaea* (5) | 1 | 5 | 0,9 |
| Fontinaliaceae | *Dichelyma* (2), *Fontinalis* (2) | 2 | 4 | 0,8 |

| **Семейство** | **Род и число видов в нём** | **Число видов** | **Доля, %** | **Число родов** |
|---|---|---|---|---|
| Pseudoleskeellaceae | *Pseudoleskeella* (4) | 1 | 4 | 0,8 |
| Thuidiaceae | *Abietinella* (1), *Helodium* (1), *Thuidium* (2) | 3 | 4 | 0,8 |
| Aulacomniaceae | *Aulacomnium* (3) | 1 | 3 | 0,6 |
| Funariaceae | *Funaria* (3) | 1 | 3 | 0,6 |
| Pseudoleskeaceae | *Lescuraea* (2) | 1 | 2 | 0,4 |
| Tetraphidaceae | *Tetraphis* (1), *Tetrodontium* (1) | 2 | 2 | 0,4 |
| Bruchiaceae | *Trematodon* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| Buxbaumiaceae | *Buxbaumia* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| Catoscopiaceae | *Catoscopium* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| Climaciaceae | *Climacium* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| Disceliaceae | *Discelium* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| Entodontaceae | *Entodon* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| Hedwigiaceae | *Hedwigia* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| Hypnaceae | *Hypnum* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| Leskeaceae | *Leskea* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| Leucobryaceae | *Dicranodontium* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| Neckeraceae | *Neckera* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| Pterigynandraceae | *Pterigynandrum* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| Rhytidiaceae | *Rhytidium* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| Scouleriaceae | *Scouleria* (1) | 1 | 1 | 0,2 |
| **ВСЕГО:** | | 159 | 529 | 100 |

К сожалению, данных по таксономической структуре региональных бриофлор, представленных в новой системе и интересных в плане сравнительного анализа, очень мало. Наиболее подходящие данные, по-видимому, относятся к территории Якутии (Иванова, 2010). Сравнение их тем более интересно, что бриофлоры включают почти одинаковое количество видов. Как и следовало бы ожидать, спектры ведущих семейств обеих флор практически идентичны. Следует отметить большее участие «пионерных» семейств Pottiaceae и Grimmiaceae в бриофлоре Анабарского нагорья и «гидрофильных» семейств Sphagnaceae и Amblystegiaceae в бриофлоре Якутии. Также в последней присутствуют некоторые семейства, характерные для более южных регионов, чем Субарктика – Schistostegaceae, Fabroniaceae, Anomodontaceae, Leucodontaceae.

Для большей сравнимости полученных результатов с результатами других авторов, таксономический анализ проведён также для традиционно понимаемых объёмов семейств, принятых в Ignatov, Afonina, 1992 (табл. 2). Интересной чертой таксономической структуры бриофлоры Анабарского нагорья является выход на первое место сем. Pottiaceae (табл. 1, 2), что характерно для бриофлор аридных районов и не свойственно арктическим и субарктическим широтам, где сем. Pottiaceae занимает от 3-го (Аляска) до 10-го (Мурманская область) места. Значительное участие в исследованной бриофлоре семейств Amblystegiaceae, Dicranaceae, Sphagnaceae и Bryaceae выражает широтную специфику северных территорий, а Pottiaceae и Grimmiaceae –

долготную (провинциальную) специфику района, связанную с его климатическими и эдафическими особенностями. Интересно, что даже в Якутии, существенно превышающей исследованный регион по площади и считающейся наиболее засушливой частью Евроазиатской Субарктики, это семейство представлено всего 51 видом.

*Таблица 2*

**Спектр ведущих семейств бриофлоры Анабарского нагорья и сопредельных районов в традиционном объёме семейств**
(Ignatov, Afonina, 1992)

| Семейство | Число видов | Участие во флоре (%) |
|---|---|---|
| Pottiaceae | 61 | 11,5 |
| Amblystegiaceae | 58 | 11,0 |
| Bryaceae | 56 | 10,6 |
| Grimmiaceae | 53 | 10,0 |
| Dicranaceae | 50 | 9,5 |
| Sphagnaceae | 28 | 5,3 |
| Brachytheciaceae | 22 | 4,2 |
| Mniaceae | 21 | 4,0 |
| Polytrichaceae | 18 | 3,4 |
| Hypnaceae | 16 | 3,0 |

Значение коэффициента Pottiaceae/Dicranaceae изученной бриофлоры достигает 1,27, в то время как для подавляющего числа бриофлор Северной Азии оно составляет меньше единицы (Ignatov, 2001). Многие массовые виды мохового яруса зональных растительных сообществ – тундр и лесов (*Hylocomium splendens, Rhytidium rugosum, Abietinella abietina, Aulacomnium* spp., *Pleurozium schreberi*) относятся к семействам, бедным видами, в то время как в сообществах с более специфическими экологическими условиями широкое распространение получают представители какого-либо из ведущих семейств. Можно предположить, что стабильные экологические условия в зональных типах местообитаний, являющихся коренными сообществами региона, определяют стратегию стабилизирующего отбора основных видов (групп видов), занимающих здесь господствующие позиции. В то же время по мере удаления от центра гипотетической ординационной диаграммы (аналог, полученный методом классификации выявленных бриоценофлор представлен ниже на рис. 2) увеличивается роль абиотических факторов, значительное разнообразие сочетаний которых обуславливает значительную диверсификацию родов и групп видов, связанных с ранне- и среднесукцессионными сообществами (в частности это подавляющее число ведущих родов изученной бриофлоры. Из 159 родов изученной бриофлоры 11 представлены 11-ю и более видами: *Bryum* – 35 вида, *Sphagnum* – 28, *Schistidium* – 24, *Dicranum*, *Grimmia, Pohlia* – по 17, *Brachythecium* – 13, *Encalypta*, *Tortula* – по 12, *Orthotrichum*, *Seligeria* – по 11. Два первых места занимают р. *Sphagnum* и *Bryum*, что типично для большинства регионов умеренного пояса, однако, выход р. *Bryum* на первое место не характерен для большинства бриофлор российской Субарктики. Среди бриофлор российской Субарктики исключением также является Мурманская область. Возможно, соотношение этих родов зависит от степени изученности бриофлоры. Выход на 3-ю

позицию рода *Schistidium* также не типичен для региональных бриофлор российской Субарктики, обычно она занята родом *Dicranum*, включающим в исследованной бриофлоре всего 17 видов (Fedosov et al., 2011). Необычно высокая представленность р. *Schistidium* объясняется принятием узкой концепции видов этого рода, описанием ряда новых видов из Сибири, в том числе с обследованной территории, обилием и разнообразием на ней каменистых субстратов. Судя по всему, эта черта является вполне нормальной для горных регионов Северной Голарктики, также она отмечена для бриофлор Швеции и Мурманской области. Интересной особенностью изученной бриофлоры является рекордное число видов рода *Tortula* среди бриофлор Субарктики. Неожиданно высокая представленность р. *Tortula*, очевидно, объясняется климатическими особенностями региона, позволяющими на одной территории произрастать как арктомонтанным видам рода, так и видам, распространение которых связано с засушливыми регинами Голарктики. Если рассматривать род в более широком смысле (включая рода *Syntrichia, Microbryum, Hilpertia, Hennediella*), число его видов превысит таковое в Монголии в том же понимании объёма рода. Два рода – *Encalypta* и *Seligeria* представлены на Анабарском нагорье богаче, чем в любой другой региональной бриофлоре России (Fedosov et al., 2011).

## Эколого-фитоценотический анализ

При проведении анализа распределения мхов по экотопам автор столкнулся с проблемой применимости существующих классификаций типов местообитаний к району работ. Сам термин «фитоценотический анализ», на наш взгляд, вряд ли применим к условиям Крайнего Севера, где распределение растений по местообитаниям определяется преимущественно эдафическими факторами, и связь между видами сообщества носит скорее кореллятивный, нежели функциональный характер. Особенно важны эти факторы для мхов, большинство видов которых приурочены скорее к определённым типам субстрата или условиям увлажнения, нежели к конкретным растительным группировкам. Для решения этой задачи для бриофлоры окрестностей бухты Ледяной оз. Таймыр автором был применён метод кластерного анализа. Полученные группы местообитаний с незначительными изменениями рассмотрены и в настоящей работе. Всего было выделено 15 групп местообитаний. Богатство их парциальных бриофлор и их специфичность представлены в табл. 3.

*Таблица 3*

**Богатство и специфика парциальных бриофлор основных местообитаний мхов Анабарского нагорья и сопредельных территорий**

| № | Основные типы местообитаний мхов | Число видов | Специфика |
|---|---|---|---|
| 1 | Скалы и глыбы карбонатного состава | 104 | 30 |
| 2 | Скалы и глыбы бескарбонатного состава | 175 | 48 |
| 3 | Каменистые тундры карбонатного состава | 81 | 5 |
| 4 | Каменистые тундры бескарбонатного состава | 138 | 6 |
| 5 | Пятнисто-бугорковые моховые тундры | 114 | 3 |
| 6 | Мокрые пушицево-осоково-моховые тундры | 67 | 4 |
| 7 | Болота | 103 | 26 |

| № | Основные типы местообитаний мхов | Число видов | Специфика |
|---|---|---|---|
| 8 | Лесные сообщества | 145 | 20 |
| 9 | Кустарниковые сообщества | 91 | 8 |
| 10 | Нарушенные сообщества с сохранившейся дерниной | 94 | 5 |
| 11 | Береговые яры рек | 87 | 9 |
| 12 | Галечники и скалы у воды | 107 | 32 |
| 13 | Песчаные пляжи и террасы | 46 | 3 |
| 14 | Криофитно-степные группировки | 62 | 6 |
| 15 | Нивальные местообитания | 107 | 9 |

Значительной специфичностью бриофлор отличаются скалы и глыбовые развалы разных пород, болота, лесные сообщества и галечники района работ, специфика остальных местообитаний существенно ниже. При классификации по составу бриоценофлор и признакам местообитаний (рис. 2) можно выделить следующие их группы: I – сухие каменистые в районах распространения карбонатных пород; II – заторфованные переувлажнённые; III – лесные и кустарниковые; IV – каменистые местообитания в местах распространения бескарбонатных пород; V – незадернованные местообитания нижнего пояса.

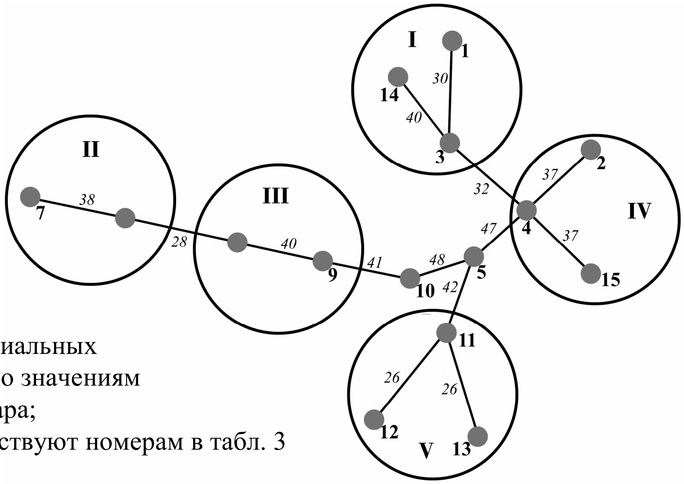



**Рис. 2.** Дендрит парциальных флор, построенный по значениям коэффициента Жаккара; номера флор соответствуют номерам в табл. 3

Наибольшими богатством и специфичностью парциальной бриофлоры характеризуется IV группа местообитаний, здесь встречается почти половина общего числа видов, 82 вида нигде более не встречены. Богатство остальных парциальных бриофлор составляет 123–215 видов. Доля специфических видов во всех парциальных бриофлорах составляет около 1/3. Интересно, что по составу ценобриофлор криофильные степные группировки тяготеют к карбонатным каменистым местообитаниям, а нивальные сообщества – к бескарбонатным. Основные направления варьирования ценобриофлор могут быть рассмотрены как градиенты увлажнения и развитости дернины и гумусового горизонта. Центральную часть дендрита занима-

ют мезофильные местообитания. Весьма интересно, что пятнисто-бугорковые тундры, соответствующие зональному (поясному) типу растительности северной части территории и верхнего пояса, занимают центральную часть дендрита, что придаёт ей как формальное, так и логическое сходство с сукцессионной системой.

## Группировки мхов в основных типах местообитаний Анабарского нагорья

На выровненных более или менее дренированных поверхностях на каменистых грунтах распространены лишайниковые лиственичники, с травяно-кустарничково-мохово-лишайниковым напочвенным покровом (злаки *Calamagrostis lapponica, Hierochloё alpina, Festuca ovina*, *F. altaica*, кустарнички *Empetrum subholarcticum, Arctous alpina, Vaccinium vitis-idaea*, лишайники *Cladina arbuscula, C. stellaris* и др.). Моховый покров в таких лесах фрагментарен и приурочен к понижениям с более мощной подстилкой; здесь доминируют *Polytrichastrum alpinum, Polytrichum juniperinum,* а на относительно более задернованных участках – *Rhytidium rugosum, Sanionia uncinata, Hylocomium splendens* var. *obtusiolium, Dicranum flexicaule, D. acutifolium, D. spadiceum, Abietinella abietina, Stereodon* spp., *Encalypta* spp. и т.д. В каменистых нишах и на поверхности глыб распространены разнообразные эпилитные мхи. Наиболее распространены такие сообщества в районах, сформированных кварцито-песчаниками. Напочвенный покров здесь почти полностью сформирован лишайниками, а мхи и печёночники встречаются в нишах между глыб.

В сходных условиях на богатых мелкозёмом участках встречаются моховые лиственичники, характеризующиеся слабым развитием травянисто-кустарничкового яруса и преобладанием в моховом *Rhytidium rugosum*; в меньшей степени здесь доминируют другие распространённые мезофильные мхи лесной подстилки (см. выше). Также парковые лиственичники с преимущественно моховым напочвенным покровом встречаются в долинах рек на дренированных участках террас. Моховый ярус в таких лесах преимущественно сформирован *Hylocomium splendens* var. *obtusiolium,* видами рода *Dicranum, Sanionia uncinata, Rhytidium rugosum* и т.д.

На менее дренированных склонах речных долин в районах распространения бескарбонатных пород распространены кустарниковые и кустарничковые лиственичники. Они характеризуются сомкнутостью древесного яруса 0,4–0,6, двумя более или менее развитым кустарниковым ярусом из *Duschekia fruticosa, Salix jenisseensis, S. boganidensis*, а также *Betula exilis*, *Ledum palustre*, *Salix pulchra, S. glauca* (2 подъяруса) и травяно-кустарничково-моховым напочвенным покровом. В моховом ярусе преобладают *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium, Rhytidium rugosum, Dicranum* spp., *Aulacomnium turgidum* и *Tomentypnum nitens,* также встречаются *Sanionia uncinata, Hypnum cupressiforme, Stereodon subimponens, S. plicatulus, Pleurozium schreberi, Ptilium crista-castrensis* (последние два вида значительно активнее на Юго-Западе района, где они являются доминантами лиственичников, занимающих склоны долины р. Маймечи). На участках с нарушенной моховой дерниной, разнообразных почвенных нишах и т.д. обильны *Polytrichastrum alpinum P. longisetum, Polyrichum juniperinum, Pohlia cruda, P. nutans, Leptobryum pyriforme, Isopterygiopsis pulchella, Eurhynchiastrum pulchellum, Distichium capillaceum, Timima* spp., *Bryoerytrophyllum recurvirostrum, Plagiothecium* spp., *Brachytheciastrum trachypodium, Encalypta procera*. Преимущественно эти же виды поселяются на валеже, здесь к ним часто добавляются *Cynodontium strumiferum, Sanionia uncinata, Tortella fragilis,*

*Oncophorus wahlenbergii, Plagiothecium cavifolium, Plagiopus oederianus, Dicranum* spp. Облигатными эпиксилами в районе работ являются *Campylidium sommerfeltii, Dicranodontium denudatum, Dicranum fuscescens, D. fragilifolium, D. scoparium, Tetraphis pellucida*. Все они редки.

В ложбинах стока и лощинах ручьёв, по сырым шлейфам склонов, на склонах тёплых экспозиций, с более или менее интенсивным таянием мерзлоты ольховник образует сомкнутый труднопроходимый полог, с рассеянным травяным покровом из *Stellaria peduncularis, S. longifolia, Moehringia lateriflora Poa urssulensis, P. sibirica*. Моховой ярус здесь, напротив, хорошо развит, помимо распространённых мезофильных лесных мхов здесь обильны *Plagiomnium medium, P. ellipticum, Cyrtomnium hymenophyllum, Mnium lycopodioides, M. blyttii, Thuidium assimile, Brachythecium cirrosum, B. mildeanum, B. boreale,* также встречаются многие другие виды семейств Brachytheciaceae и Mniaceae.

В долинах рек и по основаниям их склонов распространены заболоченные лиственичники, с доминированием *Ledum palustre, Vaccinium uliginosum, Betula exilis*. Они характеризуются выраженным микрорельефом, преимущественно образованным приствольными повышениями. На положительных элементах микрорельефа обычно произрастают *Aulacomnium palustre, Oncophorus wahlenbergii, Dicranum elongatum, D. laevidens, Polytrichum strictum, Sphagnum warnstorfii, S. lenense, S russowii, S. capillifolium, S. orientale, Campylium stellatum.* В понижениях микрорельефа доминирует *Tomentypnum nitens, Calliergon* spp.*, Scorpidium cossonii, S. revolvens, Loeskypnum badium, Sphagnum teres, Cinclidium latifolium, C. subrotundum, Meesia* spp. и т.д. и другие гигрофильные мхи, а также *Ptilidium ciliare*. По кромкам сырых лиственичников, характеризующимся непостоянством условий увлажнения, также встречаются *Climacium dendroides, Paludella squarrosa, Thuidium recognitum.*

На сухих крутых закрепленных склонах и гребнях встречаются травяные лиственичники с несомкнутым покровом из *Delphinium elatum, Festuca ovina, Ranunculus monophyllus, Valeriana capitata, Atragene sibirica* и др.

В районах распространения карбонатных пород лесной пояс более или менее выражен только в долинах рек в южной части территории, в то время как на водораздельных пространствах он фрагментарен, в речных долинах приурочен к их днищам, реже покрывает склоны долин до высоты 100–200 м. Разнообразие лесных сообществ на карбонатных породах существенно ниже, чем на бескарбонатных, в первую очередь это связано с составом мохового яруса. Состав напочвенных мхов в лесных сообществах сильно обедняется, при том же составе доминантов из него практически выпадают виды р. *Sphagnum.*

Нелесные сообщества в лесном поясе занимают сравнительно небольшие площади. К ним относятся пойменные кустарниковые заросли, луга, болота разных типов, полосы осушки озер, альпийские луга, группировки разнотравья на осыпях и скалах, растительность глыбовых развалов.

Пойменные кустарники, обычно довольно густые, составлены *Salix viminalis* с примесью других видов ив (*Salix boganidensis, S. lanata*, *S. hastata, S. alaxensis*), а также *Duscheckia fruticosa*. Вследствие густоты кустарникового яруса, травяной покров развит слабо, здесь наиболее обычны *Equisetum arvense*, *Arctagrostis arundinacea, Calamagrostis neglecta*, *Angelica decurrens*, *Delphinium elatum*, *Vicia cracca*, *Saussurea parviflora*, в сырых местах – *Carex concolor* и *C. aquatilis*. В мохо-

вом ярусе распространены *Calliergonella lindbergii, Drepanocladus* spp., *Campylium stellatum, Calliergon* spp., *Brachythecium udum, Bryum* spp., *Plagiomnium ellipticum*. На заиленных основаниях стволов ив и валеже поселяются *Myrinia pulvinata, Tortula mucronifolia, Dicranella varia, Sciuro-hypnum plumosum, Sanionia uncinata, Pylaisia polyantha, Orthotrichum iwatsukii* (реже – другие виды рода), *Pohlia wahlenbergii, P. atropurpurea.*

Водосборные воронки и лощины ручьёв выше лесного пояса или на заболоченных террасах рек также характеризуютя кустарниковой растительностью с доминированием различных видов ив, в моховом покрове здесь распространены *Tomentypnum nitens, Campylium stellatum, Brachythecium* spp., *Bryum pseudotriquetrum, Cinclidium latifolium, Climacium dendroides.*

На реже заливаемых участках кустарники разделены небольшими лужайками с обилием злаков (*Poa sibirica, P. pratensis, Hystrix sibirica*) и разнотравьем *Sanguisorba officinalis*, *Parnassia palustris*, *Carex fuscidula, C. krausei*, *Bistorta vivipara* и др., моховый ярус здесь выражен слабо и представлен *Calliergonella lindbergii, Dichodontium pellucidum, Barbula* spp., *Timmia comata, Catoscopium nigritum, Bryoerythrophyllum recurvirostrum, Didymodon rigidulus* и другими пионерами илистых субстратов, а на валунах – *Schistidium platyphyllum, S. agassizii* и другими видами рода.

Низкая пойма на заиленных участках занята зарослями *Eleocharis palustris*, *Juncus alpino-articulatus*, *Carex concolor, C. saxatilis* subsp. *laxa, C. maritima.* На илистом аллювии массово встречаются *Dicranella grevilleana, D. varia, Bryum axel-blyttii, Barbula convoluta, Didymodon fallax, D. ferrugineus, Bryoerythrophyllum recurvirostrum, Pohlia wahlenbergii, P. atropurpurea, Philonotis fontana* и т.д. На галечно-валунных участках пляжа растительность представлена отдельными кустами *Pentaphylloides fruticosa*, редкими агрегациями *Equisetum arvense*, *Deschampsia* spp., *Chamaenerion latifolium, Polygonum humifusum*, и др. с *Hygrohypnum luridum, Cratoneuron* spp., *Hygrohypnella polare, Schistidium platyphyllum, Scouleria aquatica* на заиленных участках также с *Myrinia rotundifolia*.

По склонам логов на высокой пойме и на террасах, а также в самых нижних частях горных склонов развиты густые высокотравные ольховники с *Poa sibirica*, *Senecio nemorensis*, *Saussurea parviflora, S. stubendorffii*, *Veronica longifolia.* В их моховом покрове комбинируются виды, характерные для лиственичников с подлеском ольхи, и виды пойменных кустарниковых зарослей. На сырых склонах плато в долинах ручьёв *Duscheckia fruticosa* также формирует сомкнутые заросли в лиственничных рединах у верхней границы лесного пояса и выше, в водосборных воронках ручьёв, формируя фрагментарный подгольцовый пояс. В моховом ярусе этих сообществ доминируют *Tomentypnum nitens, Cinclidium arcticum, Sanionia uncinata, Stereodon* spp., *Plagiomnium curvatulum, Polytrichastrum* spp., *Brachythecium* spp., *Sphagnum squarrosum* и другие виды рода, *Aulacomnium turgidum, Dicranum flexicaule, D. elongatum.*

Луга формируются на высоких участках поймы, на прирусловых валах и склонах к террасам. Преимущественно это разнотравные луга с доминированием *Sanguisorba officinalis, Allium schoenoprasum*, *Galium boreale*, *Aster sibiricus*, *Hedysarum arcticum, H. dasycarpum*, *Linum boreale*, и т.д. Луга обычно довольно густые со слабо выраженным моховым ярусом к пойме редеют, развиваясь только на время

низкой воды. На более или менее сухом зарастающем аллювиальном материале здесь встречаются *Barbula unguiculata, Campylium stellatum, Didymodon rigidulus, Catoscopium nigritum, Oncophorus* spp., *Philonotis fontana, Bryum* spp., *Dichodontium pellucidum* и т.д.

Эродированные глинистые и песчаные берега рек формируют яры, на которых массово поселяются разнообразные пионерные мхи: *Dicranella varia, Funaria hygrometrica, Leptobryum pyriforme, Barbula* spp., *Bryobrittonia longipes, Tortula leucostoma, T. cernua, T. mucronifolia, Ceratodon purpureus, Encalypta rhaptocarpa, E. mutica, Aloina brevirostris, Stegonia latifolia, Bryum* spp., *Pogonatum* spp., *Didymodon* spp. и мн. др., а к северу территории также *Psilopilum* spp., *Hennediella heimii* var. *arctica*, *Dicranella crispa, D. subulata, Pohlia andrewsii, P. proligera*.

Также на севере территории, относящемся к Северо-Сибирской низменности, встречаются обширные песчаные террасы равнинных рек, обследованных на примере рек Попигая и Новой. На сырых их участках, характеризующихся полигональным растрескиванием, распространены заболоченные моховые сообщества с доминированием *Pseudocalliergon brevifolius, Catoscopium nigritum* и других болотных мхов, а на незадернованных сырых участках, песчаного грунта – *Campylium longicuspis.* На более сухих закрепленных участках террас распространены *Racomitrium lanuginosum, Nyphotrichum panschii, Oligotrichum falcatum, Conostomum tetragonum, Bryum* spp., *Pohlia berringiensis, Weissia* sp., *Ceratodon purpureus* и другие пионерные мхи.

На крутых склонах нижнего пояса, преимущественно обращенных на юг и на запад, развиты, по всей видимости, реликтовые горные криофильно-степные луга с разнообразным и богатым видовым составом (*Astragalus* spp., *Hedysarum dasycarpum*, *Oxytropis spp., Carex macrogyna, C. melanocarpa, Poa glauca, Calamagrostis purpurascens, Polemonium boreale*, *Phlojodicarpus villosus*, *Dianthus repens, Thymus marschallianus* и т.д.), в моховом ярусе доминируют *Abietinella abietina, Rhytidium rugosum, Stereodon vaucherii, Ditrichum flexicaule, Encalypta nuda, Stegonia latifolia, Syntrichia ruralis, Tortula* spp., *Ceratodon purpureus, Bryum* spp. и т.д.

В местах, где в основании склона долины выходят глины и лёссовидные отложения, формируются разреженные злаковые луга из *Descurainia sophioides*, *Puccinellia borealis, P. sibirica* с пионерными мхами: *Aloina brevirostris, Psilopilum cavifolium, Polytrichum hyperboreum, Dicranella crispa, Bryum argenteum, Funaria hygrometrica, Ceratodon purpureus*.

Долинные болота разнообразны по характеру, встречаются как полигональные, так и плоскобугристые (последних больше), местами варианты, близкие к грядово-мочажинным. Во всех случаях это сочетание переувлажненных участков (полигонов, межбугровых понижений, мочажин) и располагающихся между ними невысоких и более сухих валиков, бугров, гряд. Часто в одном массиве встречаются фрагменты всех трех типов.

Повышения обычно заняты зарослями *Betula nana, Salix glauca, S. pulchra, S. myrtilloides, Andromeda polifolia, Chamaedaphne calyculata*, растущими на мощных подушках мхов – *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium, Polytrichum juniperinum, P. strictum, Dicranum elongatum, D. acutifolium, D. laevidens, Sereodon* spp., *Sanionia uncinata, Sphagnum* spp., *Brachythecium udum* и т.д., кочками *Eriophorum vaginatum*. В понижениях травянистый покров формируют *Carex chordorrhiza, C. juncella, C. appendiculata, C. aquatilis, Eriophorum polystachion, E. russeolum, E. gracile* и т.д.,

в моховом ярусе доминируют *Scorpidium scorpioides, Cinclidium latifolium, Bryum pseudotriquetrum, Pseudocalliergon brevifolium, P. turgescens, Warnstorfia sarmentosa, Catoscopium nigritum, Meesia* spp. По окраинам болот, особенно располагающихся по периферии лесных озер, встречаются густые заросли *Calamagrostis langsdorffii*, а также осочники из *Carex aquatilis* и *C. saxatilis* spp. *laxa*, в моховом покрове наиболее распространены *Tomentypnum nitens, Campylium stellatum, Brachythecium udum, Drepanocladus* spp., *Calliergon giganteum, Scorpidium cossonii, Hamatocaulis vernicosus* (эти же виды поселяются и на других болотах в промежуточных условиях увлажнения), а также *Warnstorfia pseudostraminea, Straminergon stramineum, Pseudoryum cinclidioides, Brachythecium cirrosum* (гигрофильная широколистная форма), *Oncophorus* spp., на севере территории также *Polytrichum jensenii.* В районе распространения кварцитопесчаников болотная растительность отличается существенным участием видов р. *Sphagnum*, в том числе *S. magellanicum* и *S. steerei*, формирующими кочки на долинных болотах. В обводнённых более или менее проточных канавах между буграми или полигонами болот в лесном поясе обычно преобладает *Warnstorfia tundrae*.

По берегам мелких водоемов развиты густые заросли *Arctophila fulva*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* и гидрофильных мхов *Calliergon giganteum, Scorpidium scorpioides, Warnstorfia exannulata, W. tundrae, W. trichophylla, Meesia triquetra, Sphagnum* spp.). На полосах осушки озер поселяются *Chrysosplenium tetrandrum*, *Eleocharis acicularis, Caltha palustris, C. arctica* и разные пионерные мхи – *Funaria hygrometrica, Pohlia* spp., *Ditrichum cylindricum, Ceratodon purpureus, Bryobrittonia longipes, Dicranella* spp., *Leptobryum pyriforme, Bryum* spp. и т.д.

Растительность ручьёв с каменистым дном представлена сообществами гидрофитных мхов, различающимися по составу в зависимости от рельефа, высоты, горной породы. На равнинных территориях наиболее распространённым видом, поселяющимся в руслах ручьёв, является *Fontinalis antipyretica*. В предгорных районах этот вид быстро исчезает. В районах, сформированных трапповыми излияниями, наиболее распространёнными гидрофитами лесного пояса являются *Hygrohypnella ochraceae, Hygrohypnum luridum, Cratoneuron curvicaule*, реже – *Hygrohypnella polare, Scouleria aquatica*. В горных районах, сформированных породами кислого состава, наиболее распространёнными гигрофитами являются *Hygrohypnella polare, Scouleria aquatica*, *Pseudohygrohypnum subeugyrium, Andreaea obovata,* также встречается *Dichelyma falcatum*. В районах распространения карбонатных пород в руслах ручьёв и рек встречаются *Hygrohypnum luridum, Cratoneuron curvicaule, Scouleria aquatica.*

Каменистые (преимущественно глыбовые) россыпи, очень часто встречающиеся среди леса на разнообразных склонах, зарастают травяно-лишайниковыми сообществами и агрегациями, в которых на сухих открытых склонах ведущую роль играют папоротники *Dryopteris fragrans, Woodsia* spp., а также *Ribes triste, Juniperus sibirica, Rosa acicularis*, *Potentilla asperrima Artemisia sericea*, *Potentilla nivea, P. uniflora*, *Rhodiola rosea*. Основными эпилитами в этих сообществах являются *Grimmia longirostris* и *Schistidium pulchrum, Andreaea rupestris, Grimmia funalis, Schistidium frigidum, Hedwigia ciliata, Orthotrichum iwatsukii*. В расщелинах между глыбами задернованных россыпей и курумников в лесном поясе встречаются *Polytrichastrum alpinum, Polytrichum* spp., *Lyellia aspera, Encalypta affinis, E. brevcolla, Cynodontium strumiferum, Cnestrum* spp., *Hypnum cupressiforme, Sanionia uncinata, Stereodon* spp., *Brachythecium* spp., *Isopterygiopsis pulchella* и т.д.

Растительность скал, сформированных бескарбонатными породами, в лесном поясе может достаточно сильно отличаться в зависимости от горной породы. На кислых породах (кварцитопесчаники) также распространены *Oligotrichum falcatum, Ditrichum zonatum*, *Rhabdoweisia crispata, Pohlia crudoides, Grimmia incurva*, и другие виды рода, *Arctoa fulvella, Andreae* spp., *Cnestrum* spp., *Amphidium* spp. и т.д., а также разнообразные печёночники. На слабокислых гнейсах Анабарского щита состав видов, заселяющих поверхность скал и глыб, их ниши и трещины, существенно отличается. Здесь встречаются *Grimmia torquata, G. elatior, Andreaea rupestris, Ulota curvifolia, Cynodontium tenellum, Encalypta brevicolla, Cnestrum* spp., *Didymodon zanderii, Ditrichum lineare* и т.д. Нейтральные по составу андезитовые скалы и глыбы в лесном поясе характеризуются существенным участием в эпилитных сообществах мхов *Grimmia longirostris, G. funalis, Schistidium pulchrum, Orthotrichum iwatsulii, O. alpesrte, Hedwigia ciliata, Bryoerythrophyllum ferruginascens, Bartramia* spp., *Myurella* spp., *Anomobryum julaceum*, *Cynodontium* spp., *Cnestrum* spp., *Amphidium lapponicum* и т.д. Сходным составом скальных мхов характеризуются базальты района работ, их состав варьирует от основного до щелочного. Наиболее характерными видами базальтовых скальных выходов сравнительно кислого состава являются *Grimmia longirostris, Orthotrichum iwatsukii, Schistidium* spp., *Andreae rupestris*, *Amphidium lapponicum* на полках и в расщелинах скал поселяются *Pohlia cruda, Myurella julacea, Encalypta affinis, E. brevicolla, Bartramia* spp., *Distichium capillaceum, Ditrichum flexicaule, Neckera pennata, Pseudohygrohypnum subeugyrium, Stereodon revolutus, Isopterygiopsis pulchella, Plagiothecium* spp., *Pseudoleskeella* spp, *Bryum* spp., *Cnestrum glaucescens, Syntrichia norvegica* и т.д. На базальтах сравнительно более щелочного состава распространены также *Trichostomum crispulum, Hymenostylium recurvirostrum, Gymnostomum aeruginosum, Molendoa sendtneriana, Tortula mucronifolia, T. systilia, Bryum* spp., *Tortella fragilis, T. alpicola, Encalypta rhaptocarpa, E. procera, E. ciliata, E. mutica, Stegonia latifolia, Schistidium* spp., *Timmia* spp., *Cyrtomnium hymenophylloides, Bryoerythrophyllum recurvirostrum, Orthothecium strictum* и т.д.

Растительность карбонатных скальных обрывов и осыпей весьма специфична по флористическому составу как сосудистых растений – здесь обильны *Gypsophila sambukii*, *Crepis chrysantha*, *Dryas grandis* и другие кальцефилы – так и мхов. На скальных выходах обызвесткованных песчаников наиболее активным пионерным видом мхов является *Seligeria campylopoda*, на задернованных поверхностях скал распространены *Didymodon* spp., *Stegonia latifolia, Bryum kunzei, B. teres, Pseudoleskeella tectorum, P. papillosa* и т.д. Скальные бриофлоры карбонатных горных пород (карбонатиты, известняки, мергели, доломиты) могут достаточно сильно отличаться, однако ядро наиболее активных видов остаётся более или менее сходным. В него входят *Trichostomum crispulum, Hymenostylium recurvirostrum, Gymnostomum aeruginosum, Molendoa sendtneriana, Grimmia teretinervis, G. anodon, Didymodon validus, Tortella tortuosa* var. *fragilifolia, Schistidium frisvollianum, Syntrichia laevipila, Tortula mucronifolia, T. obtusifolia, Distichium inclinatum, Ditrichum flexicaule, Orthotrichum anomalum, Encalypta procera, E. nuda, Stereodon* spp., *Pseudoleskeella* spp. и т.д.

В основании скалистых склонов, сформированных мергелями. глинистыми известняками или доломитами, формируются крутые глинистые или мелкозёмистые склоны. Здесь поселяется множество мелких пионерных мхов сем. Pottiaceae: *Aloina brevirostris, A. rigida, Pterygoneurum ovatum, Stegonia latifolia, Weissia brachycarpa,*

*Didymodon* spp., *Syntrichia* spp., *Tortula* spp., и т.д., в том числе очень редкие, а также *Grimmia tergestina, G. anodon* (на камнях), другие пионерные виды, *Stereodon vaucherii, S. procerrimus* и т.д.

Растительность горно-тундрового пояса достаточно разнообразна. На дренированных щебнистых участках плато, сформированных бескарбонатными горными породами, преобладают куртинные кустарничково-моховые тундры с лиственничным стлаником и довольно редким травяно-кустарничковым ярусом из *Dryas punctata*, *Arctous alpina*, *Saxifraga spinulosa*, *Carex glacialis*, *Festuca auriculata.* Моховый ярус здесь состоит из *Rhytidium rugosum Hylocomium splendens* var. *obtusifolium, Aulacomnium turgidum, Sanionia uncinata, Syntrichia ruralis, Stereodon* spp. и т.д., он также фрагментарен и преимущественно приурочен к понижениям в микрорельефе. Между камнями обычно поселяется *Pogonatum urnigerum, Polytrichastrum alpinum, Polytrichum juniperinum*, *Cynodontium strumiferum,* в наиболее сухих местах – *P. piliferum*. Поверхность щебнистых отдельностей заселяется мхами крайне редко. Исключение составляют щебнистые тундры на интрузивном массиве сиенитов (г. Одихинча), в которых преобладает *Grimmia donniana*, поселяющаяся на щебне.

В сходных условиях в районах, сформированных карбонатными породами, формируются разреженные группировки ксерофитных видов – *Carex trautvetteriana, C. macrogyna, Kobresia simpliciuscula, Salix recurvigemmis Eremogone formosa* и т.д. с общим проективным покрытием около 10% (криофитные пустыни). В моховом ярусе этих сообществ распространены *Schistidium adreaeopsis, Stereodon bambergerii, S. vaucherii, Abietinella abietina, Hylocomium splendens* var. *obtusifolium*, формирующие участки дернины в более сырых микропонижениях, *Ditrichum flexicaule, Trichostomum crispulum, Encalypta nuda, E. longicolla, Bryoerytrophyllum recurvirostrum, Bryum wrightii, B. creberrimum, Distichium* spp. и другие пионерные виды, поселяющиеся на глинистых субстратах между камней, *Schistidium frisvollianum, S. boreale, Pseudoleskeella catenulata, Tortella tortuosa* var. *fragilis* и т.д., занимающие каменистые участки и основания глыб. Такая растительность весьма распространена на вершинах доломитовых плато на водоразделе рек Котуя и Фомича (окрестности Афанасьевских озёр).

На наиболее выпуклых дренированных участках водоразделов на глинистых и суглинистых грунтах развиты дриадово-разнотравные тундры с доминированием *Dryas punctata, Arctous alpina*, *Cassiope tetragona*, *Festuca auriculata, Poa* spp., *Papaver* spp., *Saxifraga* spp., *Draba* spp. и др.), в моховом ярусе распространены *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium, Abietinella abietina, Rhytidium rugosum, Stereodon vaucheri, Sanionia uncinata, Aulacomnium turgidum, Brachythecium mildeanum, Dicranum elongatum, D. acutifolium, Tortella* spp., *Polytrichastrum alpinum, Polytrichum* spp., *Pogonatum urnigerum.*

В районах распространения карбонатов травяно-дриадовые тундры образованы *Dryas crenulata* с примесью *Baeothryon uniflorum, Kobresia simpliciuscula*, *Carex trautvetteriana*, *Lesquerella arctica*, *Calamagrostis purpurascens*, *Carex alba, C. macrogyna*, *Salix recurvigemmis*, *Saxifraga oppositifolia*, *Rhododendron adamsii* и т.д. с небольшим проективным покрытием (до 40%). В моховом ярусе этих сообществ распространены *Stereodon* spp., *Schistidium andreaeopsis*, *Bryum* spp., *Tortella* spp., *Syntrichia ruralis* и т.д.

На умеренно дренированных глинистых и суглинистых грунтах преобладают пятнистые и пятнисто-бугорковые кустарничково-осоково-моховые тундры. В травянистом покрове здесь доминируют *Dryas punctata, Carex arctisibirica*, *Salix polaris, Luzula* spp.*, Saxifraga* spp., *Paria nudicaulis*. На глинистом субстрате пятен поселяются *Ceratodon purpureus, Dicranella cerviculata, Distichium* spp.*, Bryoerythrophyllum recurvirostrum, B. ferruginascens, Ditrichum flexicaule, Pohlia andrewsii, Bryum* spp., *Ceratoon purpureus* и т.д. Валик сформирован преимущественно моховой дерниной, здесь встречаются отдельные растения *Eriophorum vaginatum, Poa arctica*, *Minuartia* spp., доминирует *Hylocomium splendens* var. *obtusifolium,* нередки *Abietinella abietina, Aulacomnium turgidum, Pohlia nutans, Rhytidium rugosum, Dicranum elongatum, D. acutifolium, D. spadiceum, Ditrichum flexicaule, Sanionia uncinata, Polytrichum juniperinum.* В понижениях между пятнами развиты стелющиеся формы *Salix reptans, S. pulchra* в моховом ярусе господствует *Tomentypnum nitens*, а также *Campylium stellatum, Oncophorus wahlenbergii, Sanionia uncinata, Philonotis fontana, Bryum pseudotriquetrum, Brachythecium mildeanum, B. cirrosum, Calliergon giganteum, C. richardsonii, Warnstorfia sarmentosa, Scorpidium cossonii, Loeskypnum badium, Ptilidium ciliare, Sphenolobus minutus.* В наиболее обводнённых депрессиях доминирование переходит к *Ptilidium ciliare*. На более или менее крутых склонах плато они переходят в деллевые комплексы, характеризующиеся развитием линейного термокарста, что приводит к возникновению параллельных гряд и лощин между ними. Растительность их сходна с таковой пятнисто-бугорковых тундр.

На слабо дренированных выровненных или слабонаклонных поверхностях развиты слитно-деллевые комплексы, занятые пушицево-осоково-моховыми тундрами с редкими останцами бугров и валиков. В моховом ярусе их преобладают *Tomentypnum nitens, Campylium stellatum, Calliergon giganteum, C. richardsonii, Brachythecium cirrosum B. mildeanum, Plagiomnium curvatulum, Dicranum elongatum, D. laevidens, Cinclidium latifolium, Aulacomnium* spp.*, Scorpidium cossonii, Oncophorus* spp.*, Drepanocladus arcticus, Sanionia uncinata,* общее проективное покрытие мхов обычно составляет 30–50%. На останцах бугров и кочках в этих сообществах доминируют *Aulacomnium* spp.*, Dicranum elongatum, Polytrichum hyperboreum, P. strictum, Sphagnum squarrosum, S. orientale, S. russowii*. Сходные по составу сырые тундры формируются на сырых шлейфах в основаниях пологих склонов карбонатных плато, но травянистый ярус здесь разрежен, в то время как моховой, в котором преобладает *Tomentypnum nitens*, достигает проективного покрытия 95%. На слитно-деллевых шлейфах берут начало ложбины стока, постепенно углубляющиеся в каньоны. На их днищах формируются пушицево-моховые группировки с преобладанием *Scorpidium cossonii, Cinclidium latifolium, Warnstorfia sarmentosa, Meesia triquetra, Calliergon* spp., *Bryum* spp. и т.д. Ниже они сменяются кустарниково (*Salix alaxensis*)-пушицево-моховыми сообществами, в которых доминируют *Bryum pseudotriquetrum, B. cyclophyllum, Cinclidium laifolium, Hamatocaulis vernicosus, Brachythecium udum*, а также виды, распространённые в пушицево-осоково-моховых тундрах слитных деллей.

В термокарстовых понижениях на плоских плато развиты небольшие тундровые минеральные болотца с преобладанием *Eriophorum medium, E. scheuchzeri, E. callitrix, Carex concolor, C. marina*, *Minuartia stricta*, *Scorpidium revolvens, Hamatocaulis vernicosus, H. lapponicus, Warnstorfia sarmentosa, Meesia* spp.*, Cinclidium* spp.

В осушенных или частично осушенных озёрных котловинах и по берегам озёр, расположенных в гольцовом поясе, формируются гомогенные осоково-гипновые болота. ОПП здесь приближается к 100% целиком за счёт мохового яруса, в котором доминируют *Hamatocaulis vernicosus, H. lapponicus, Limprichtia revolvens* и *Warnstorfia sarmentosa*, нередки *Aulacomnium palustre, Bryum cyclophyllum, B. pseudotriquetrum, Cinclidium latifolium, C. subrotundum, Meesia triquetra, Oncophorus wahlenbergii, Pseudocalliergon brevifolius, Calliergon giganteum* и другие болотные мхи.

В переувлажнённых понижениях водоразделов в горно-тундровом поясе преимущественно на севере территории распространены бугристые болота. Торфяные бугры на них в верхней части обычно эродированы и заняты *Polytrichum juniperinum, Polytrichastrum alpinum, Psilopilum laevigatum, Dicranum elongatum, Dicranella cerviculata, D. crispa, Pohlia* spp., *Bryum* spp. и другим пионерными видами, на менее нарушенных сырых склонах бугров преобладают *Aulacomnium* spp., *Polytrichum strictum, Dicranum elongatum, Sphenolobus minutus, Sphagnum compactum, S. aongstroemii* и другие виды рода, *Plagiothecium berggrenianum.* Мочажины обычно обводнены, в них встречаются *Warnstorfia fluitans, W. sarmentosa, Scorpidium* spp., *Polytrichum jensenii* и т.д.

По берегам тундровых озёр, на заболоченных террасах тундровых рек, в сырых понижениях плато формируются полигональные (полигонально-валиковые) и останцово-полигональные болота, развитие которых связано с ПЖЛ-образованием. Растительность их полигонов более или менее сходна с таковой гомогенных болот, полигоны имеют вогнутую форму и сильно обводнённый центр, часто занятый озерком. На более сухих валиках распространены преимущественно те же виды, что и на буграх бугристых болот.

Растительность скал и глыб горно-тундрового пояса в целом сходна с таковой лесного пояса. На кварцитопесчаниковых скалах и глыбах преимущественно поселяются *Oligotrichum falcatum, Arctoa fulvella, Andreaea* spp., *Grimmia incurva, Rabdoweisia crispata* и т.д., а также множество печёночников, которые по числу видов и участию, вероятно, превосходят мхи. На скалах и глыбах большинства других бескарбонатных пород поселяются *Andreaea rupestris, Hymenoloma crispulum, Grimmia funalis, G. longirostris, Orthotrichum iwatsukii, O. pallens, Schistidium frigidum, S. pulchrum*; в нишах скал или на их задернованных поверхностях наиболее часты *Niphotrichum panschii, Racomitrium lanuginosum, Bartramia* spp., *Grimmia jacutica, Encalypta affinis, E. brevicolla, E. brevipes, E. rhaptocarpa, Pohlia* spp., *Cynodontium* spp., *Schistidium papillosum, Bryoerythrophyllum* spp., *Hypnum cupressiforme, Myurella* spp., *Bryum elegans*, *Mnium* spp., *Amphidium meugeotii, Pterigynandrum filiforme, Syntrichia* spp., *Tetralophozia setiformis, Tritomaria quinquedentata,* и т.д.; в глубоких тенистых расщелинах встречаются *Neckera pennata, Fissidens viridulus, Pseudohygrohypnum subeugyrium, Pseudoleskeella rupestris, Grimmia elatior, Plagiothecium laetum*, *Anthelia juratzkana, Scapania* spp. и другие мхи и печёночники. Растительность карбонатных скал и глыб практически не изменяется в зависимости от пояса.

Довольно разнообразны нивальные сообщества по уступам нагорных террас верхнего пояса; в районах распространения бескарбонатных горных пород это преимущественно разнотравно (мелкотравно)-моховые группировки с *Phippsia algida*, *Juncus triglumis*, *Cerastium regelii*, *Ranunculus* spp., *Draba pseudopilosa, Saxifraga cernua, S. nivalis* и мхами: *Sanionia uncinata, Conostomum tetragonum, Pogonatum*

*urnigerum*, на камнях обильны *Andreaea rupestris* var. *rupestris* и var. *papillosa, Hymenoloma crispulum, Grimmia funalis, Schistidium frigidum, S. papillosum*, *Racomitrium lanuginosum*, а для сырых и мокрых мелкозёмистых шлейфов – *Niphotrichum panschii, Pohlia berringiensis, P. drummondii, Psilopilum* spp., *Hygrohypnella polare, Philonotis* spp., *Dicranella schreberana, Brachythecium turgidum, Orthothecium chryseon, Ceratodon purpureus.* На нивальных мелкозёмистых шлейфах в местах распространения трахидолеритов и тешенитов (окрестности устья р. Фомич) встречаются сообщества с доминированием *Blindia acuta, Seligeria polaris, S. campylopoda, Bryum marratii* и некоторых других мхов. Сырые щебнистые россыпи сиенитов (г. Одихинча) в местах долгого лежания снега заняты одновидовыми сообществами *Blindia acuta*.

В нивальных местообитаниях на склонах карбонатных плато в местах долгого лежания снежников доминируют *Sanionia uncinata*, *Trichostomum arcticum, Timmia sibirica, Bryum cyclophyllum, Orthothecium* spp., *Pseudocalliergon brevifolium, P. turgescens, Catoscopium nigritum*, *Didymodon asperifolius* var. *gorodkovii, Encalypta alpina, Ditrichum flexicaule, Seligeria polaris.*

В местах выполаживания склонов каров под снежниками формируются сомкнутые кустарниковые сообщества из *Salix lanata,* моховой покров которых представлен преимущественно *Bryum pseudotriquetrum, B. cyclophyllum, B. neodamense, B. rutilans, Sanionia uncinata, Pohlia* spp., *Brachythecium turgidum, Orthothecium chryseon, Scorpidium revolvens, Loeskypnum badium, Philonotis fontana*, а в ручьях – *Hygrohypnella* polare и Ochyraea spp.

В разнообразных мусорных местообитаниях доминируют *Ceratodon purpureus, Leptobryum pyriforme*, различные виды рода *Bryum, Funaria hygrometrica, Brachythecium mildeanum, B. cirrosum, Tetraplodon* spp., *Pohlia cruda, P. nutans, Polytrichum juniperinum, Sanionia uncinata, Timmia* spp., *Tortula* spp., *Syntrichia ruralis*, а также *Marchantia polymorpha.*

На помёте и трупах животных, погадках и других органических остатках поселяются специфические мхи из семейства Splachnaceae. В. более сухих местообитаниях практически все такие микроместообитания занимает *Tetraplodon mnioides*, в сырых долинах рек в лесном поясе также распространён *Splachnum luteum*, в горнотундровом поясе – *Aplodon wormskjoldii, Splachnum sphaericum*, *S. vasculosum, Tetraplodon angustatus* и, преимущественно, на севере территории, *T. paradoxus*. Также на органических субстратах часто поселяются пионерные мхи из родов *Bryum, Pohlia, Leptobryum pyriforme, Ceratodon purpureus, Syntrichia ruralis*.

**Благодарности**

Автор выражает искреннюю благодарность Е.А. Игнатовой, М.С. Игнатову, А.И. Максимову и В.И. Золотову, консультировавшим автора по проблемным образцам рр. *Schistidium, Sphagnum* и *Bryum* соответственно; Е.Б. Поспеловой, И.Н. Поспелову и коллективу ГПБЗ «Таймырский», предоставившим автору возможность посетить район работ. Работа частично поддержана грантом РФФИ 07-04-00013, федеральной программой «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России на 2009–2013 годы» (госконтракты №№ 16.740.111.0680, 14.740.11.0165 и № 16.740.111.0177).

## Литература

*Абрамова А.Л., Абрамов И.И.* Материалы к флоре мхов Далдына на северо-западе Якутии // Новости сист. низш. раст. 1984. Т. 21. С. 197–208.

*Афонина О.М.* Флора листостебельных мхов урочища Ары-Мас // Ары-Мас. Природные условия, флора и растительность самого северного в мире лесного массива / Под ред. Б.Н. Норина. Л.: Наука, 1978. С. 87–96.

*Афонина О.М.* Конспект флоры мхов Чукотки. СПб., 2004. 259с.

*Белкина О.А., Константинова Н.А., Костина В.А.* Флора высших растений Ловозёрских гор. СПб.: Наука, 1991. 206 с.

*Дьяченко А.П.* Флора листостебельных мхов Урала Ч. 2. Екатеринбург, 1999. 375 с.

*Дьяченко А.П.* Мхи в кн. Растительный покров и растительные ресурсы и Полярного Урала. Екатеринбург, 2006. С. 159–256.

*Железнова Г.В.* Флора листостебельных мхов Европейского Северо-Востока. СПб.: Наука, 1994. 148 с.

*Железнова Г.В.* Новые находки мхов в Республике Коми. 1 // Arctoa, Vol. 15, 2006. С. 251–252.

*Железнова Г.В., Шубина Т.П.* Новые находки мохообразных в Республике Коми (Северо-Восточная Европа) // Arctoa, Vol. 7, 1998. С. 189–190.

*Иванова Е.И.* Флора листостебельных мхов бассейна р. Муны (нижнее течение р. Лены, Северо-Западная Якутия) / Экологическая безопастность при разработке россыпных месторождений алмазов. Якутск: Сахаполиграфиздат, 2004. С. 149–154.

*Иванова Е.И.* Мхи / Флора Якутии. Географический и экологический аспекты. Новосибирск: Наука. С. 56–77.

*Иванова Е.И., Игнатова Е.А., Игнатов М.С., Золотов В.И., Кривошапкин К.К.* Листостебельные мхи / Разнообразие растительного мира Якутии под ред. Н.С. Данилова. Новосибирск, 2005. С. 105–125.

*Кильдюшевский И.Д.* К флоре верховьев Вилюя / Леса Южной Якутии. М.: Наука, 1964. С. 174–177.

*Константинова Н.А., Лихачёв А.Ю., Белкина О.А.* Дополнения и уточнения к «Конспекту флоры мохообразных Мурманской области» / Флористические и геоботанические исследования в Мурманской области (ред. Н.А. Константинова). Апатиты, 1993. С. 6–44.

*Лукичёва А.И.* Растительность Северо-Запада Якутии и её связь с геологическим строением местности. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 168 с.

*Пармузин Ю.П.* Средняя Сибирь. Очерк природы. М.: Мысль, 1964. 310 с.

*Поспелова Е.Б., Поспелов И.Н.* Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Часть 1. Москва: КМК, 2007. 457 с.

*Толмачёв А.И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленинградского ун-та, 1974. 244 с.

*Тубанова Д.Я.* К флоре листостебельных мхов Республики Бурятия / Материалы конференции «XII съезд Русского ботанического общества», Часть 2, Петрозаводск 2008. С. 336–337.

*Федосов В.Э.* Новые находки мхов в Таймырском автономном округе // Arctoa 2006а. Vol. 15. С. 258–260.

*Федосов В.Э.* Новые находки мхов в Камчатской области 2 // Arctoa. 2006б. Vol. 15. P. 270.

*Федосов В.Э.* Новые находки мхов в Таймырском автономном округе 2 // Arctoa 2007а. Vol. 16. С. 192–197.

*Федосов В.Э.* Бриофлора Таймыра: предварительные результаты и перспективы изучения / Материалы всероссийской конференции «Биоразнообразие растительного покрова Крайнего Севера», Сыктывкар, 2007б. С. 158–166.

*Федосов В.Э.* Новые находки мхов в Таймырском автономном округе 4 // Arctoa 2009. Vol. 18. С. 267–270.

*Федосов В.Э., Игнатова Е.А.* Новые находки мхов в Республике Коми. 2 // Arctoa, Vol. 15, 2006 С. 252–253.

*Федосов В.Э., Афонина О.М.* Дополнения к флоре мхов урочища «Ары-Мас» (Восточный Таймыр) // Бот. журн. 2009. Т. 94. № 9. С. 11–23.

*Федосов В.Э., Золотов В.И.* Новые находки мхов в Таймырском автономном округе 3 // Arctoa 2008. Vol. 17. С. 212–215.

*Цэгмэд Ц.* Флора мхов Монголии / Труды совместной Российско-Монгольской комплексной биологической экспедиции. Т. 56. М. 2010. 634 с.

*Чернядьева И.В.* Новые находки мхов в Камчатской области 1 // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 268–270.

*Чернядьева И.В.* Особенности флоры мхов полуострова Камчатка / Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале 21-го века, часть 2, Петрозаводск, 2008. С. 342–344.

*Шеляг-Сосонко Ю.Р.* О конкретной флоре и методе конкретных флор // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 6. С. 761–774.

*Шляков Р.Н., Константинова Н.А.* Конспект флоры мохообразных Мурманской области. Апатиты, 1982. 228 с.

*Щербаков А.В.* Гидрофильная флора сосудистых растений как модельный объект для инвентаризации и анализа флоры (на примере Тульской и сопредельных областей). Автореферат дисс. доктора биол. наук, МГУ, М., 2011. 45 с.

*Юрцев Б.А.* Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л. 1966. 93 с.

*Юрцев Б.А. и др.* Пространственная структура видового разнообразия локальных и региональных флор Азиатской Арктики // Бот. журн. Т. 89. № 11. 2004. С. 1689–1727.

*Юрцев Б.А., Камелин Р.В.* Основные понятия и термины флористики. Пермь, 1991. 80 с.

*Afonina O.M.* New moss records from Chukotskij Autonomous District // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 270.

*Czernyadjeva I.V.* A check list of the mosses of Kamchatka Peninsula // Arctoa. 2005. Vol. 14. P. 13–34.

*Fedosov V.E., Ignatova E.A., Ignatov M.S., Maksimov A.I.* Rare species and preliminary list of mosses of the Anabar Plateau (Subarctic Siberia). // Arctoa 2011. Vol. 20. *In press*.

*Ignatov M.S.* Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // Arctoa 1993. Vol. 2. P. 13–49.

*Ignatov M.S.* Bryophytes of Altai Mountains. I. Study area and history of its bryological exploration // Arctoa 1994. Vol. 3. P. 13–28.

*Ignatov M.S.* Moss diversity in the Western and Northern Palearctic // Arctoa 2001. Vol. 10. P. 219–236.

*Ignatov M.S., Afonina O.M.* Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa 1992. Vol. 1. P. 1–87.

*Ignatov M.S., Afonina O.M., Ignatova E.A. et al.* Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa 2006. Vol. 15. P. 1–130.

*Ignatova E.A., Maksimov A.I., Maksimova T.A., Belkina O.A.* Notes on distribution of Schistidium species (Grimmiaceae, Bryophyta) in Murmansk Province and Karelia // Arctoa, Vol. 15, 2006. P. 237–248.

*Steere W.C.* The mosses of Arctic Alasca. Bryophytorum bibliotheca Vol. 14. Hirschberg, Germany: J. Cramer, 1978. 508 p.

# БОЛОТА ЛЕВОБЕРЕЖНОГО ПРИОБЬЯ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ

*Г.Г. Куликова*

Kulikova G.G. BOGS OF LEFT-BANK AREAS OF THE RIVER OB (LEVOBEREZHNOE PRIOB'E) IN TOMSK REGION. Performed palynological and botanical analyses of peat allowed estimating age, dynamics and stratigraphy of the bogs situated in the basin of river Vasyugan (left-bank areas of river Ob within the Tomsk region).

В Российской Федерации широко распространены болота. Размещение их по территории страны неравномерно и обусловлено комплексом природных условий. 40% заболоченных площадей сосредоточены в Западной Сибири. Изучение болот особенно важно теперь в связи с бурным промышленным и хозяйственным освоением земельных ресурсов в регионах. Одним из ключевых направлений изучения болотообразовательного процесса является определение времени возникновения и динамики болот в прошлом и настоящем, что необходимо для понимания их современного состояния и направления развития в будущем. Особенно злободневно получение наиболее полных знаний о болотах сейчас в свете необходимости перехода к биосферно совместимым методам хозяйствования, отказа от деструктивных методов деятельности на болотах и торфяниках в пользу конструктивных, к действительно рациональному использованию их природных ресурсов. Сложившаяся объективно реальность вынуждает человечество к пониманию необходимости сохранения всего природного разнообразия, к вступлению в период нового, созидательного воздействия на торфяные болота, когда уничтожение болотных экосистем ради получения энергетического и органического сырья должно смениться культурой высокопродуктивных болотных фитоценозов без приостановки болотных процессов, формирующих среду жизнеобеспечения людей, и, прежде всего, газовый режим атмосферы, влажность и температуру воздуха и почв, генофонд животного и растительного мира (Бамбалов, Ракович, 2005).

## Объекты и методы исследования

Материалы для настоящего сообщения были собраны автором в пределах Томского Левобережного Приобья, преимущественно в междуречье Обь – Васюган в период работы Комплексной Западно-Сибирской экспедиции Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова. Согласно торфяно-болотному районированию, Левобережье входит в зону выпуклых олиготрофных сфагновых болот, подзону олиготрофных сосново-кустарничково-сфагновых, мезотрофных и евтрофных древесно-травяно-моховых и травяно-моховых болот, Васюганскую и Бакчарскую провинции (Торфяные месторождения.., 1957; Лисс и др., 2001). Полевые геоботанические исследования проводились маршрутным и ключевым методами. Описания растительности, отбор образцов, спорово-пыльцевой и ботанический анализы торфа выполнены по общепринятым методикам при непосредственном участии автора (Методика.., 1938; Методы исследования.., 1939; Пыльцевой анализ, 1950; Куликова, 2006). В результате проанализировано около 200 описаний растительности, свыше 2000 образцов торфа, составлено более 50 пыльцевых и ботанических диаграмм торфяников разного типа и мощности (на рисунках приведены только самые полные и выразительные). При описании стратиграфии обследованных болот за основу взята «Классификация видов торфа и торфяных залежей» (1951) с дополнениями и изменениями (Тюремнов, 1976; Матухин и др., 2000; Куликова,

2006; и др.). Болота центральной части Западно-Сибирской равнины сравнительно хорошо изучены (Торфяные месторождения.., 1957; Лисс, Березина, 1981; Лисс и др., 2001; и др.). Цель настоящей работы – публикация полученных нами фактических материалов (диаграмм, стратиграфических колонок, таблиц и графиков) для более полной характеристики торфяных болот Васюганья.

## Обсуждение результатов

Левобережное Приобье в пределах Томской области характеризуется исключительно высокой степенью заболоченности – 70–80% (Шумилова, Елисеева, 1956), что обусловлено всем комплексом физико-географических факторов, а заторфованность его составляет более 35%. В основе грандиозного развития процессов заболачивания в регионе лежат геолого-геоморфологические, гидрологические, гидрографические и климатические причины. Васюганская наклонная равнина, расположенная в центре Западной Сибири, представляет собой пластово-аккумулятивную наклонную субгоризонтальную равнину с абсолютными отметками 116 м н.у.м. на севере и 146 м н.у.м. на юге территории (Васюганское болото.., 2003). Исключительная равнинность способствовала сильному обводнению грунтов вследствие подпора речными и талыми водами с юга и морскими – с севера. В районе широко распространены аллювиально-озёрные отложения, представленные горизонтально залегающими слоями глинистых песков, супесей, суглинков и глин. Водоразделы и высокие террасы крупных притоков Оби, сложенные суглинками, преимущественно плоские с гривисто-западинными формами рельефа. Низкие террасы образованы песками. Довольно густая и полноводная речная сеть имеет сильно извилистые русла и медленное течение из-за слабого уклона местности и дренирует лишь узкие приречные полосы. Геоморфологические поверхности разного возраста и происхождения почти сплошь покрыты болотами.

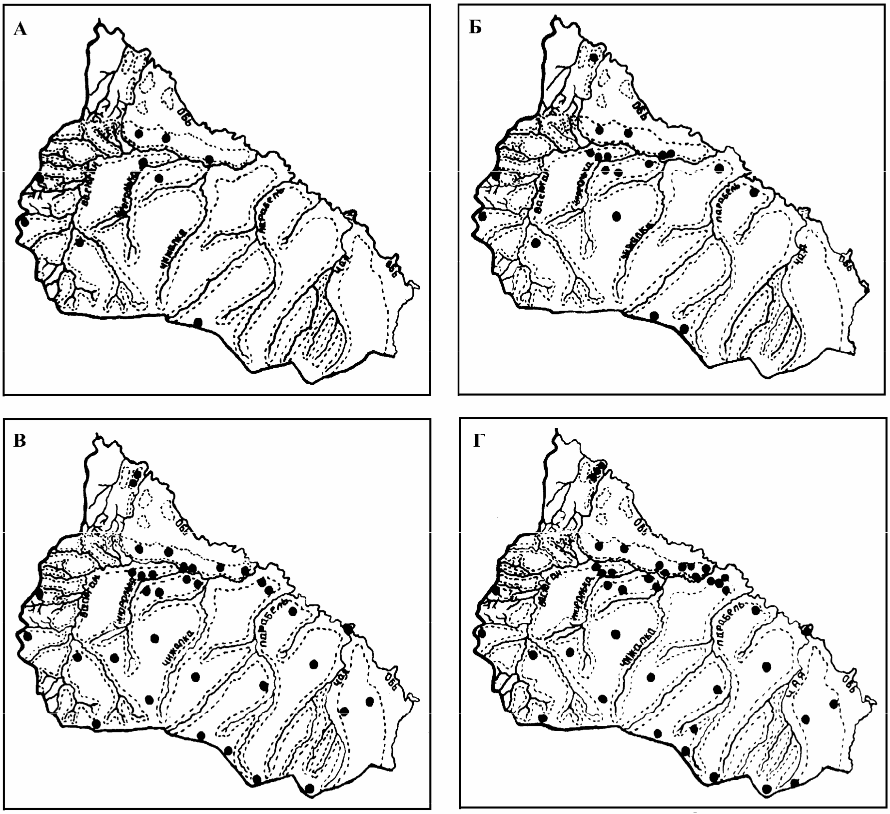
Западная часть района исследования занята краевыми частями основного массива Большого Васюганского болота, представляющего собой систему слившихся многочисленных болот разного возраста, генезиса и размера (Лисс и др., 1976; Васюганское болото.., 2003). Отроги этой системы протянулись далеко между притоками Оби, покрывая их междуречья и оставив незаторфованными только сравнительно узкие полоски дренированных берегов. Согласно торфяно-болотному районированию, обследованный нами район входит в зону «выпуклых олиготрофных сфагновых болот» и охватывает западные левобережные части трёх подзон:

- олиготрофных грядово-озёрных и грядово-мочажинных болот на водоразделах и в долинах рек на левобережье реки Васюган, где сосредоточены наиболее крупные и обводнённые торфяные массивы Томской области;
- олиготрофных грядово-мочажинных, грядово-озёрных болот на водоразделах и мезотрофных осоково-сфагновых в долинах рек на правобережье реки Васюган и его притоков рр. Чижапки, Нюрольки и Салата, и на междуречье Парабели и низовьев р. Чаи;
- олиготрофных грядово-мочажинных болот на водоразделах и эвтрофных осоково-гипновых на террасах и в долинах рек в верховьях Васюгана, Чижапки, Нюрольки, Парабели и Чаи (Бронзов, 1930; Лисс и др., 1976).

В результате обследования определены следующие паказатели и характеристики торфяных болот Левобережного Приобья Томской области: возраст болот, стратиграфия торфяных отложений, скорость нарастания торфяной толщи, динамика болот в голоцене, растительный покров болот.

## Возраст болот

Все исследователи болот Западно-Сибирской равнины сходятся в едином мнении, что все её современные торфяные массивы – голоценовые образования, но в разных пунктах района и на разных геоморфологических формах они имеют разный возраст. В обследованном районе наиболее древние очаги заболачивания немногочисленны – они выявлены лишь в ~20% общего числа исследованных массивов (рис. 1, А). Приурочены они к наиболее возвышенным местам – верховьям рек, стекающих с Обь-Иртышского водораздела, с Васюганской гряды; располагаются на водоразделах.




● - места отбора кернов для спорово-пыльцевого анализа

- современные границы болот

**Рис. 1.** Карта-схема распространения очагов заболачивания в Левобережном Приобье в разные периоды голоцена

А – древний голоцен; Б – ранний голоцен; В – средний голоцен; Г – поздний голоцен

На пыльцевых диаграммах конкретных разрезов и средней пыльцевой диаграмме по району времени их возникновения соответствует придонный максимум кривой пыльцы ели (в среднем 27%), которому сопутствуют максимумы пыльцы пихты и лиственницы (хотя и незначительные по количеству относительно всего периода), а также кедра сибирского (до 25%), что характеризует конец древнего голоцена ($Hl_1$) (субарктического периода) между 11 и 10 тысячами лет назад (рис. 2–4) (Бронзов, 1930; Кац, 1957; Нейштадт, 1957; Хотинский, 1969, 1977, 1982; Хотинский и др., 1970; Куликова, 1976, 1979; Лисс и др., 1976).

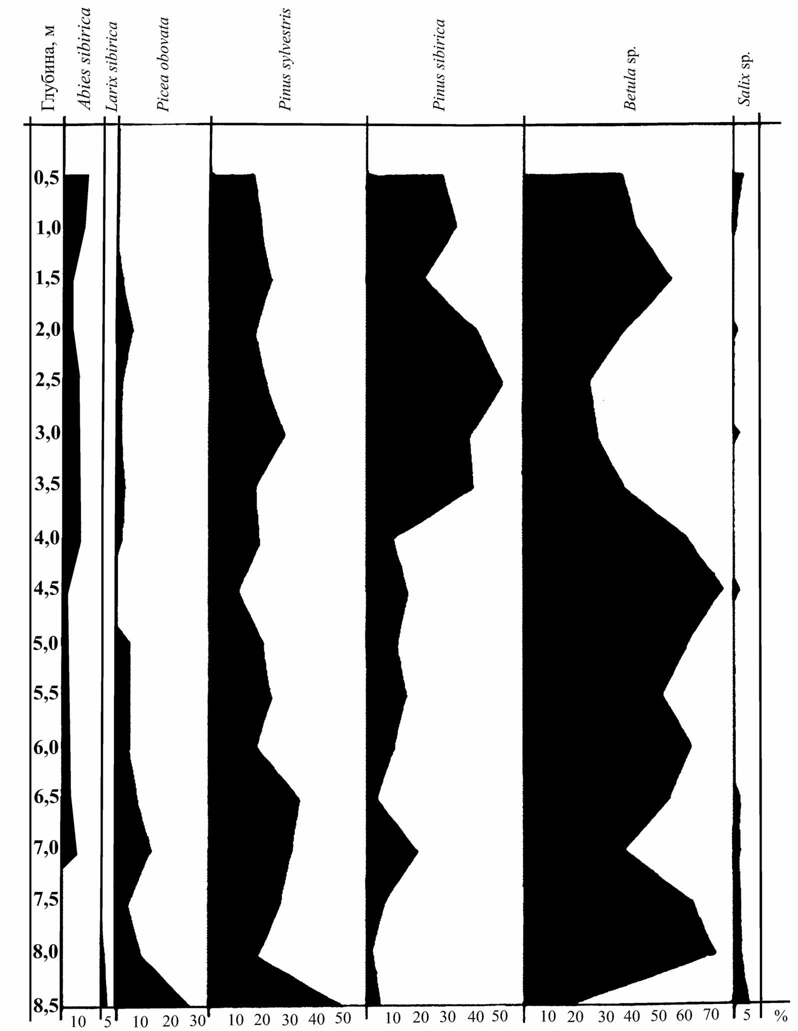



**Рис. 2.** Пыльцевые диаграммы очага заболачивания древнеголоценового возраста на междуречье Чагва–Васюган (по: Бронзов, 1930)

Рисунок кривых содержания пыльцы древесных пород на всех диаграммах сходен, несмотря на некоторые локальные различия, что говорит о высокой степени однородности природных условий. Количество пыльцы ели от нижнего максимума плавно снизу вверх по керну идёт на убыль. Пыльца пихты и лиственницы встречается в небольших количествах и не во всех образцах и часто не образует единых кривых. Кривая пыльцы берёзы на всех диаграммах идёт на довольно высоком уровне (50–70%) с более или менее чётко выраженными максимумами. Для кедра сибирского характерно увеличение количества пыльцы снизу вверх по скважине. Содержание пыльцы сосны изменяется от 2 до 30% с нерезкими минимумами и максимумами. Погребённые торфяники по реке Нюрольке, судя по их спорово-пыльцевым спектрам (рис. 4, А, 8, Б), имеют голоценовый возраст и представляют собой болотные отложения, перекрытые минеральными наносами благодаря поверхностному стоку вод и размываемые рекой в результате миандрирования русла.

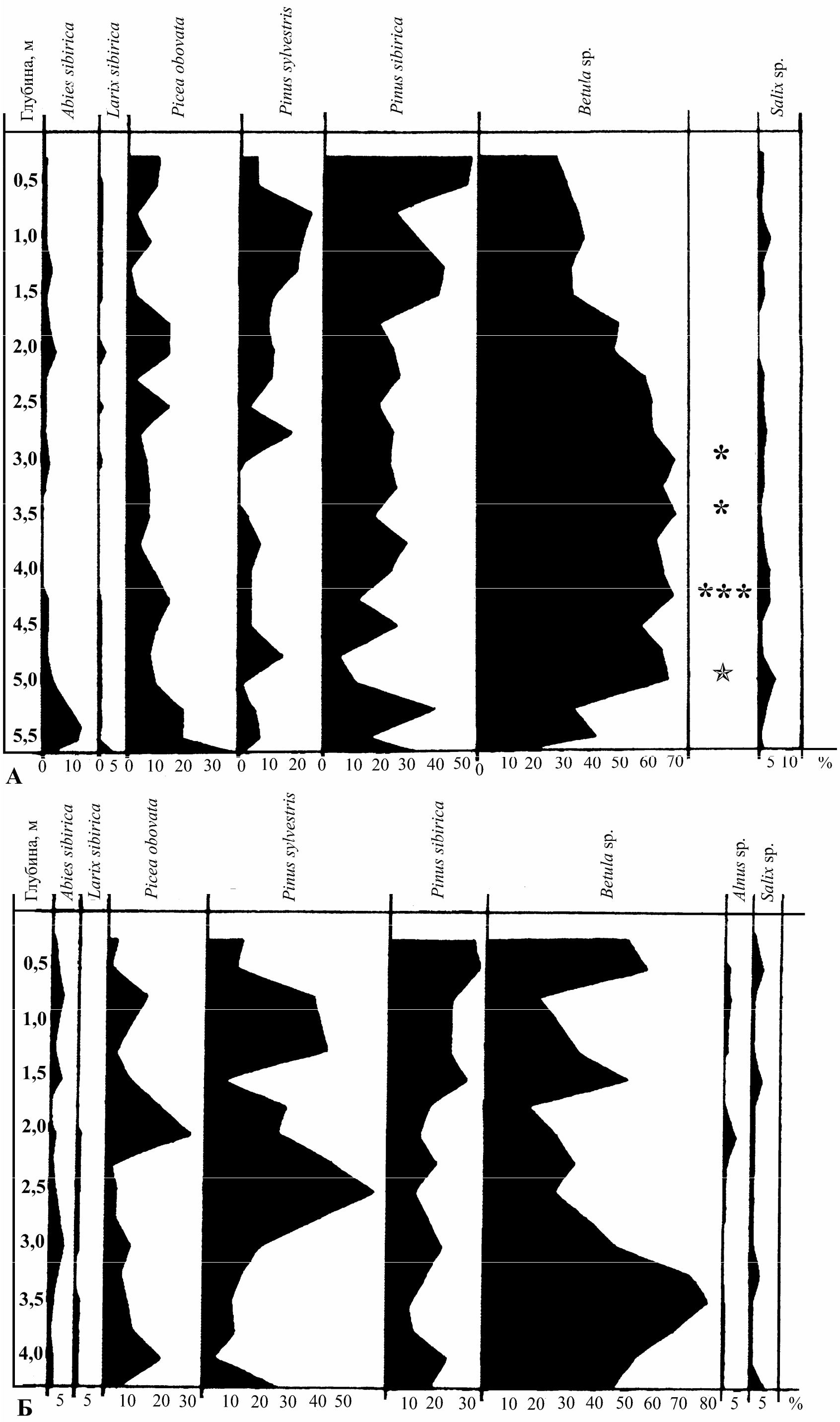
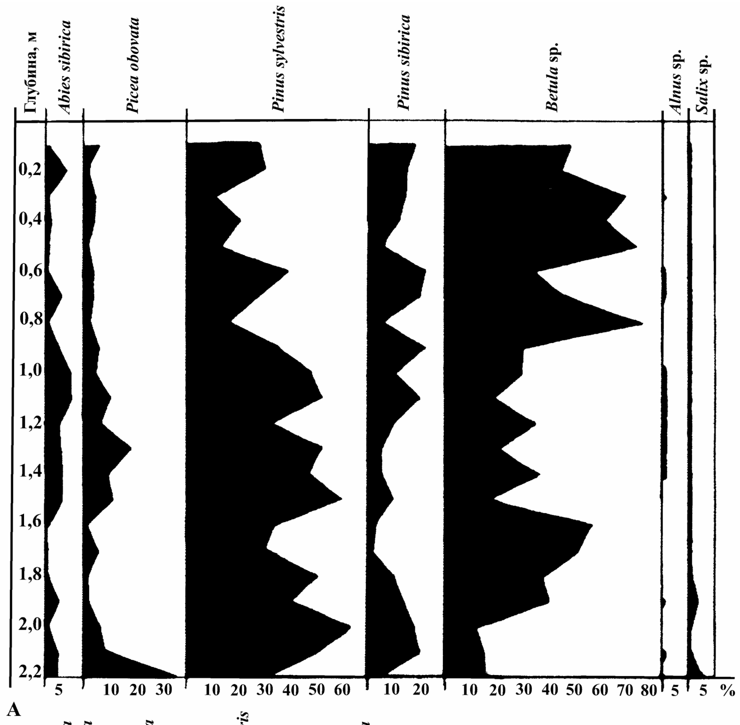



**Рис. 3.** Пыльцевые диаграммы очагов заболачивания древнеголоценового возраста.
А – западный берег озера Голова; Б – окрестности села Усть-Чижапка
* – единичное пыльцевое зерно *Tilia* sp.; ✯ – единичное пыльцевое зерно *Ulmus* sp.



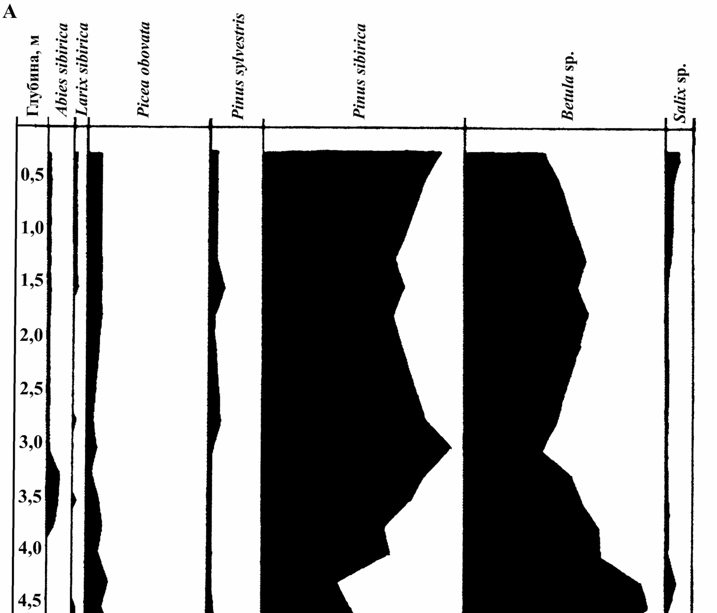




**Рис. 4.** Пыльцевые диаграммы очагов заболачивания древнеголоценового возраста
А – погребённый торфяник-1 по р. Нюролька (по материалам О.Л. Лисс);
Б – верховья р. Погон-Еган

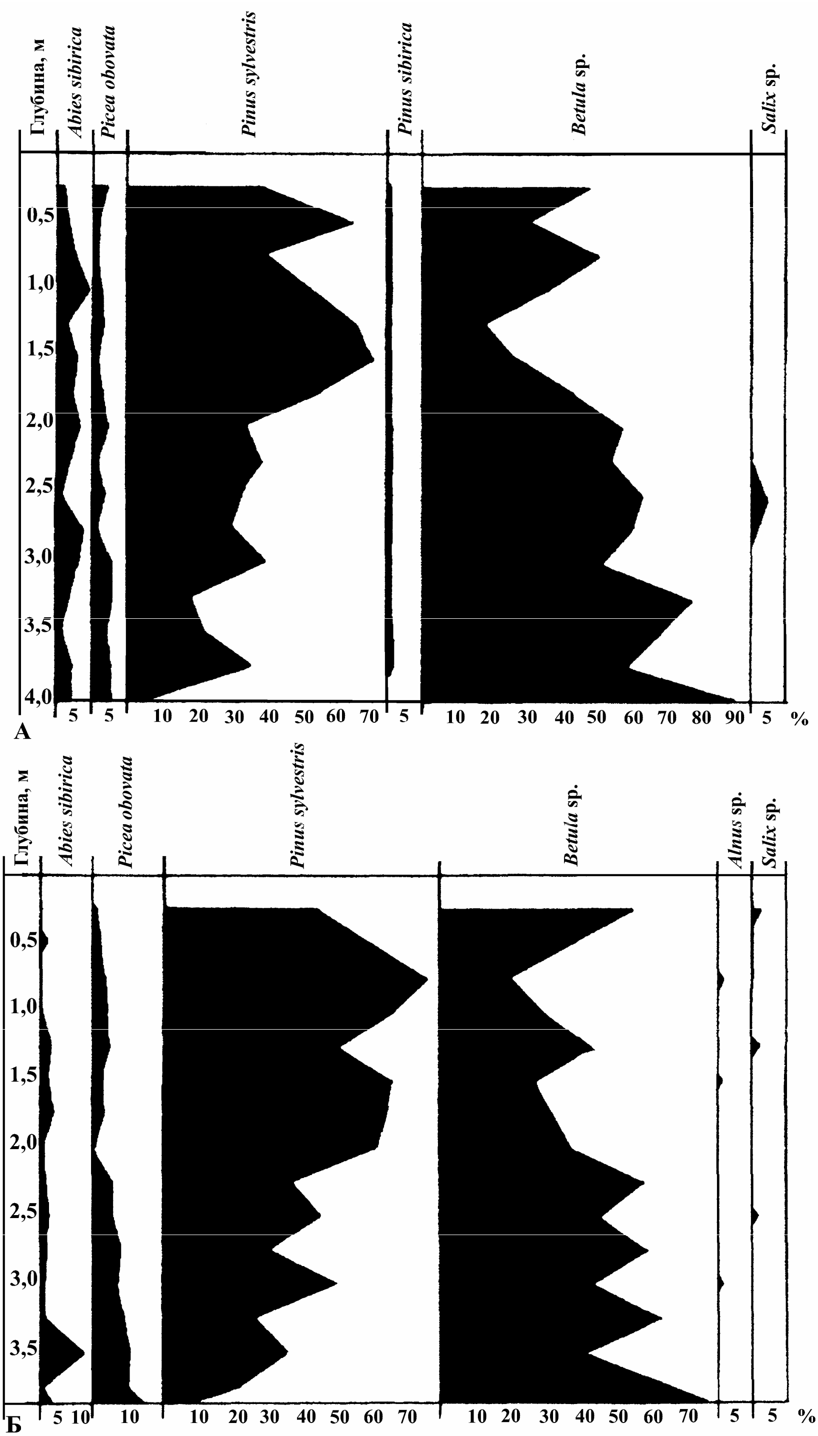
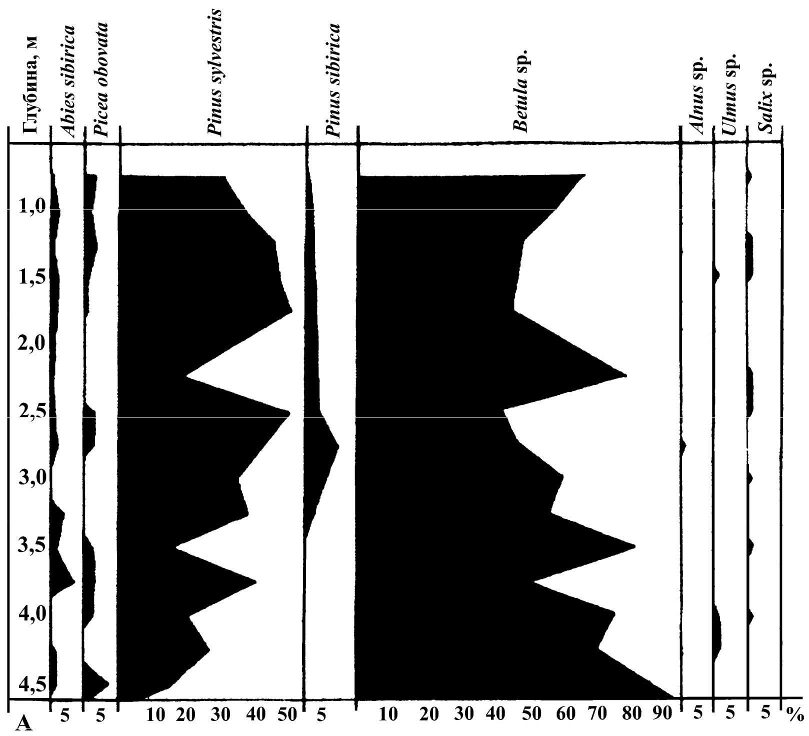



**Рис. 5.** Пыльцевые диаграммы очагов заболачивания раннеголоценового возраста
А – болото Каргасокское-I; Б – болото Медведевское



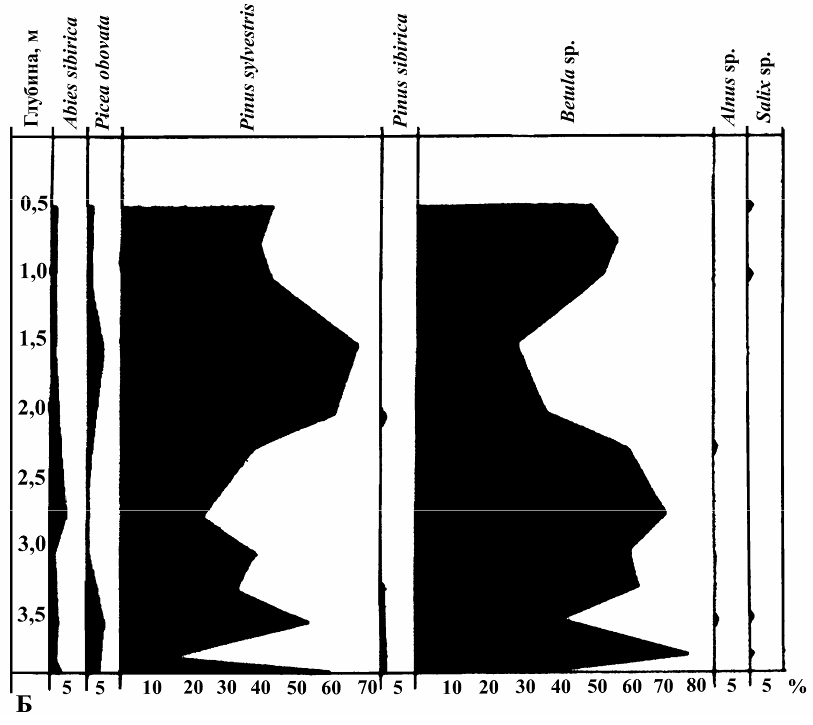




**Рис. 6.** Пыльцевые диаграммы очагов заболачивания раннеголоценового возраста
А – болото Большое Озёрное; Б – болото Нюрольское-II

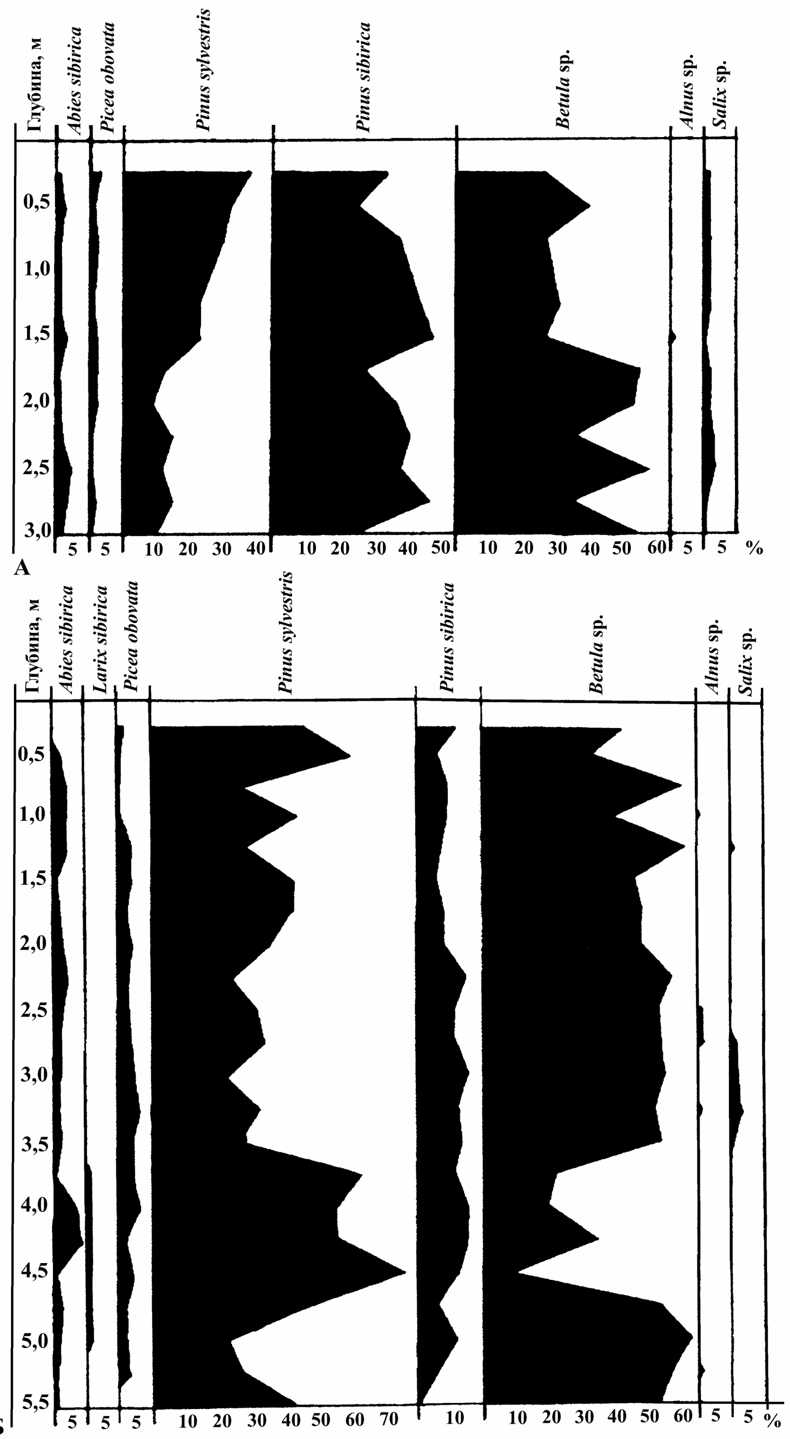



**Рис. 7**. Пыльцевые диаграммы очагов заболачивания раннеголоценового возраста А – окрестности с. Усть-Чижапка; Б – окраина Большого Васюганского болота (по материалам Института Гипроторфразведка)

В раннем голоцене ($Hl_2$), в пребореале и бореальном периоде, между 10 и 8 тыс. лет назад, помимо дальнейшего развития уже возникших в наиболее глубоких депрессиях болот, почти с такой же интенсивностью возникали новые очаги заболачивания – 22% (рис. 1, Б). Они также были приурочены к возвышенным формам рельефа. Этому периоду на пыльцевых диаграммах соответствует нижний максимум кривой пыльцы берёзы до 65% (рис. 5–9).

Если на протяжении периодов древнего и раннего голоцена климат был довольно холодный до прохладного с переменной влажностью до сравнительно сухого, то в среднем голоцене ($Hl_3$), 8–3 тыс. лет назад, климатическая обстановка изменилась в сторону потепления и увеличения влажности (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977, 1982). Это сразу же отразилось на интенсивности процессов заболачивания.

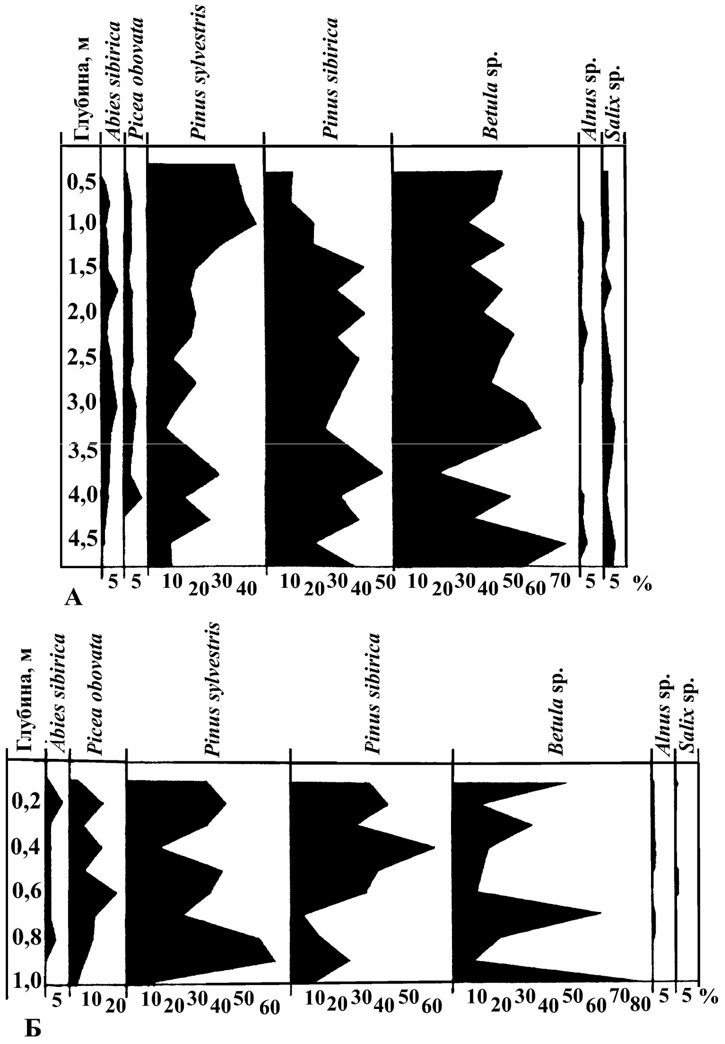



**Рис. 8.** Пыльцевые диаграммы очагов заболачивания раннеголоценового возраста
А – болото у с. Берёзовая Пристань; Б – погребённый торфяник-2 по р. Нюролька (по материалам О.Л. Лисс)

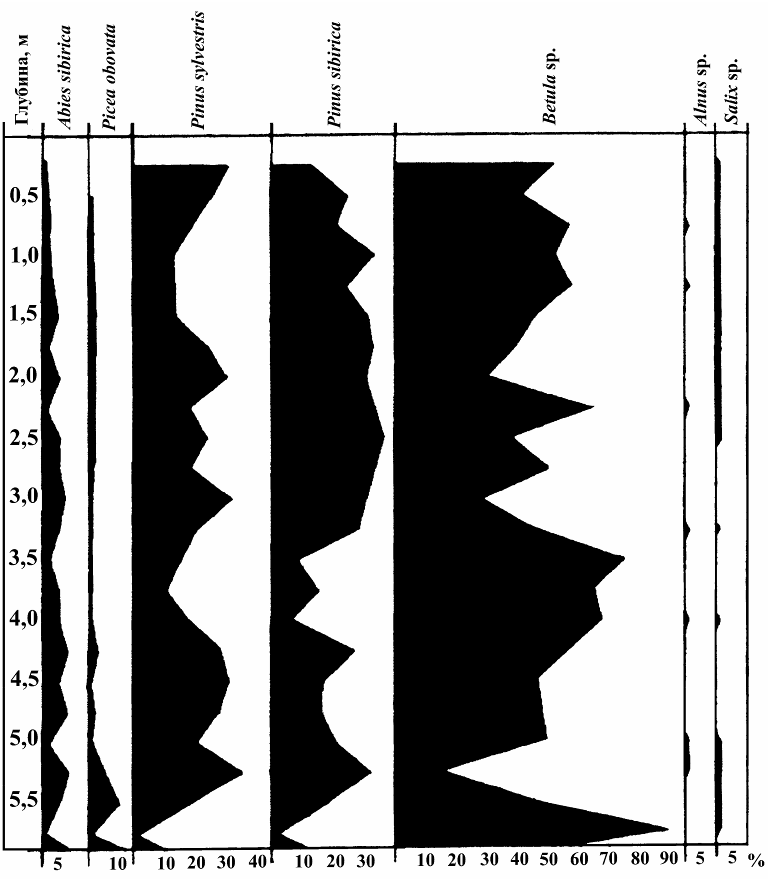



**Рис. 9**. Пыльцевые диаграммы очагов заболачивания раннеголоценового возраста на Русановском болоте

Число очагов заболачивания в среднем голоцене увеличилось – в наших материалах они составили до 39% (рис. 1, В). В первой половине среднего голоцена ($Hl_3$), в атлантический период 8–5 тыс. лет назад, ранее заболоченные депрессии были заполнены торфяными отложениями, и болота стали распространяться на прилежащие территории, заболачивая плоские и слегка приподнятые поверхности более мелких водоразделов. С высоких террас болота стали распространяться на низкие, сползая по склонам. Очаги заболачивания среднеголоценового возраста встречаются уже и на низких террасах рек, и на некоторых участках высоких речных пойм. Абсолютный возраст этих очагов определён в 5760 ± 130 лет для 4-метровой толщи торфа, 5385 ± 120 лет для отложений толщи торфа в 3,85 м и 4570 ± 170 лет для его толщи отложений в 2,75 м (Хотинский и др., 1970). Особенно интенсивно распространение болот и нарастание торфяной толщи шло во второй половине среднего голоцена, в суббореальный период (5–3 тыс. лет назад). Число диаграмм с нижним максимумом пыльцы сосны в первой половине периода до 50% и верхним максимумом пыльцы берёзы до 60% – во второй, характеризующими средний голоцен (рис. 10–12), преобладает над числом диаграмм, датированных другими периодами. На этих рисунках приведены самые характерные диаграммы очагов заболачивания среднеголо-

ценового возраста. Обычно глубина торфяников этого возраста в Левобережном Приобье составляет 3–4 м. Это также подтверждает широкий размах болотообразования на протяжении среднего голоцена, когда при общей выравненности рельефа болота стали расползаться по поверхности плоских междуречий и террас.

В период позднего голоцена ($Hl_4$) от 3 тыс. лет назад, в субатлантический период, интенсивность болотообразования снизилась до 16% (рис. 1, Г). Это связано с тем, что болота приблизились вплотную к речным поймам и к хорошо дренированным территориям. Новые очаги заболачивания почти не образовывались.

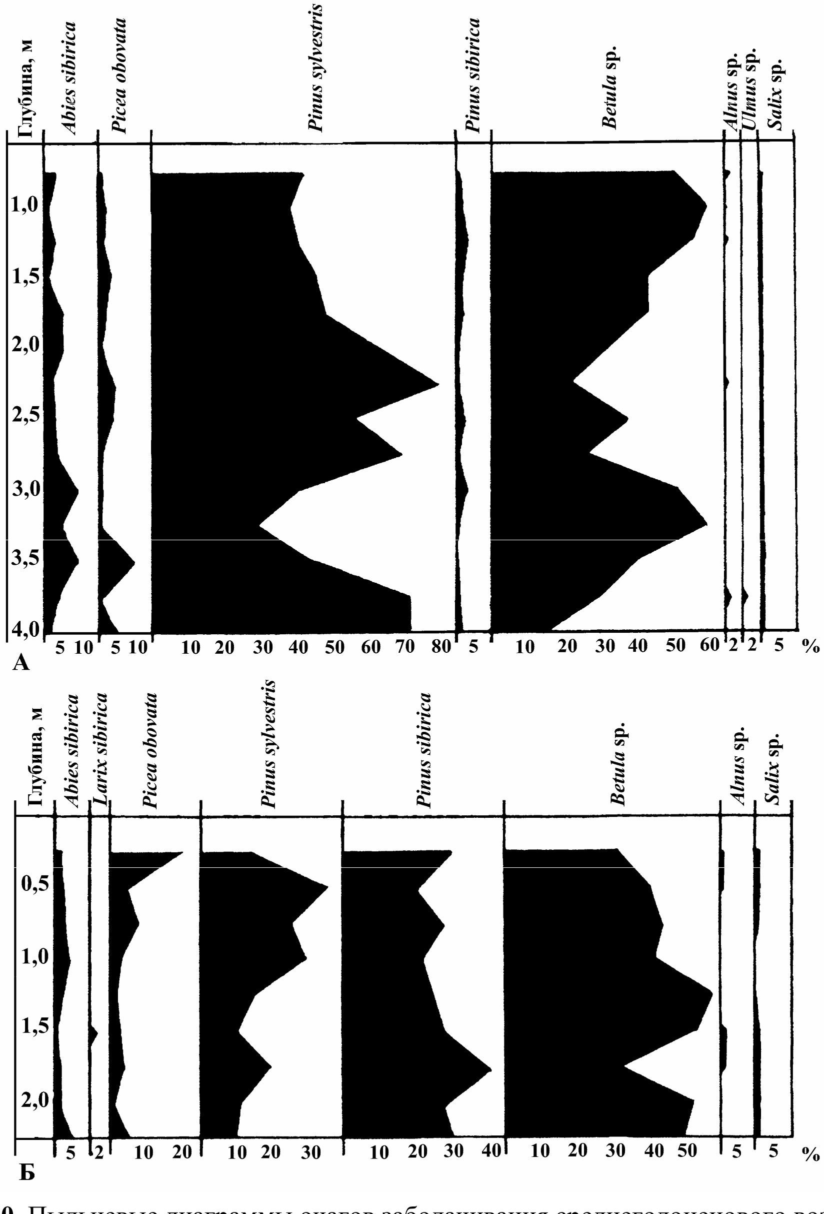



**Рис. 10.** Пыльцевые диаграммы очагов заболачивания среднеголоценового возраста А – болото Каргасокское-I; Б – болото Бондарское

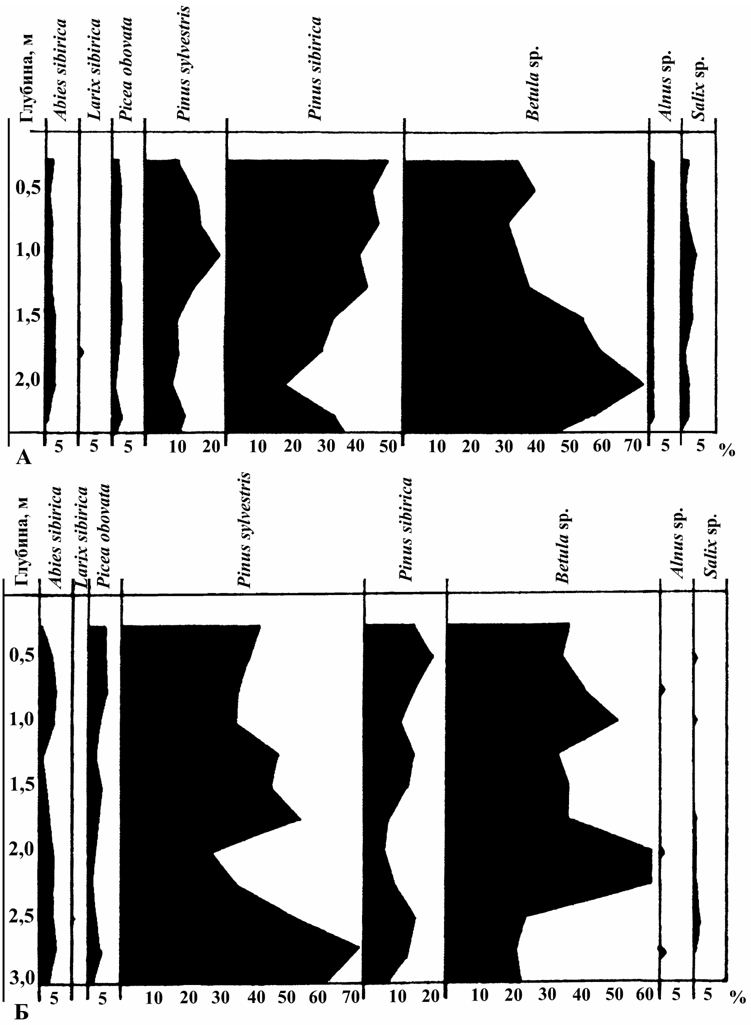



**Рис. 11.** Пыльцевые диаграммы очагов заболачивания среднеголоценового возраста
А – болото близ озера Малого Ушального; Б – отрог Большого Васюганского болота
(по материалам Института Гипроторфразведка)

Этим периодом датируются окрайки ранее возникших болотных массивов. Прогрессирующий характер данного процесса в настоящее время проявляется в быстром заболачивании вырубок, гарей и других освобождающихся по разным причинам площадей. К тому же болота стали сами создавать себе условия для дальнейшего распространения, повышая уровень грунтовых вод на прилежащих территориях. Пыльцевые диаграммы позднего голоцена до современной поверхности, на протяжении субатлантического периода (рис. 13), характеризуются в начале периода бо́льшим содержанием пыльцы берёзы (до 55%), максимумом пыльцы кедра сибирского (до 38%), уменьшением количества пыльцы сосны до 35%, обозначающих среднюю часть субатлантического периода. В спектре отложений от 1 тыс. лет тому назад на средней диаграмме по району отмечается новое увеличение количества пыльцы берёзы с 30 до 50%, уменьшение количества пыльцы кедра до 25%, незначительное увеличение количества пыльцы лиственницы, пихты, ели (рис. 14) (Куликова, 1979).

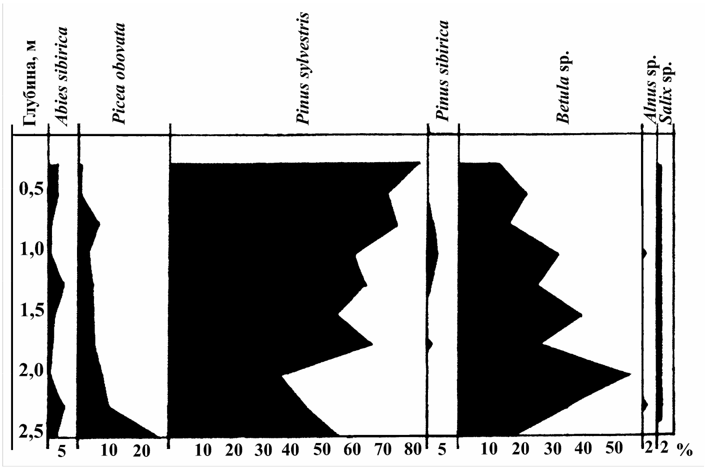



**Рис. 12.** Пыльцевые диаграммы очагов заболачивания среднеголоценового возраста на болоте в пойме р. Васюган

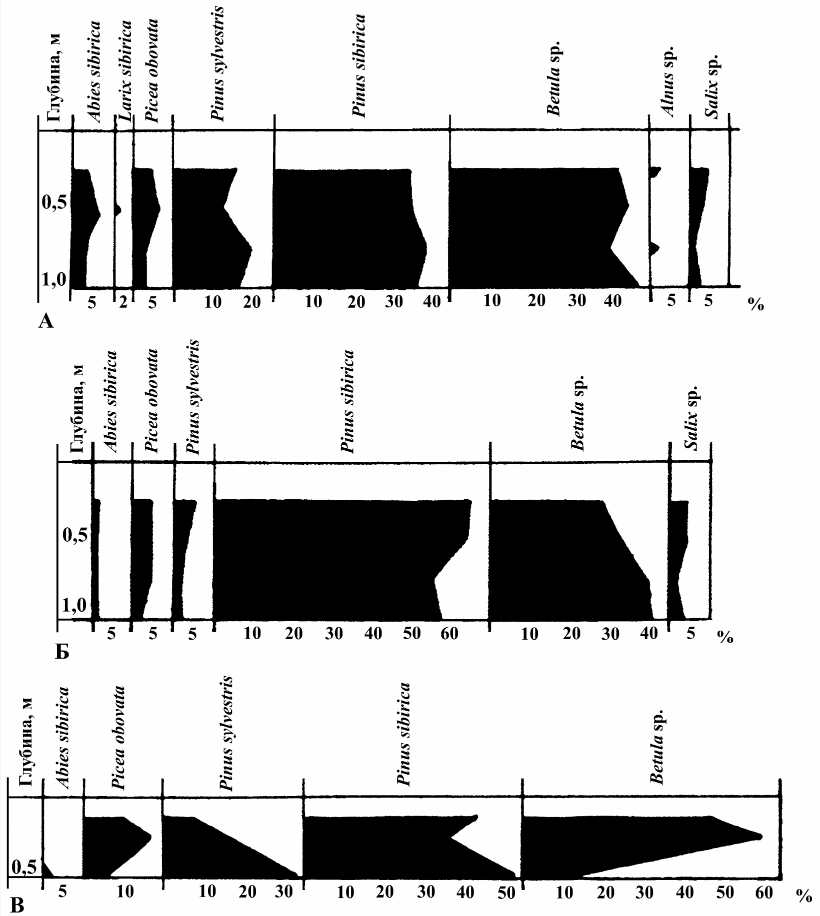



**Рис. 13.** Пыльцевые диаграммы очагов заболачивания молодых болот позднеголоценового возраста. А – окрайка болота близ с. Усть-Чижапка; Б – болото на восточном берегу озера Малое Ушальное; В – болото в долине р. Панигадки

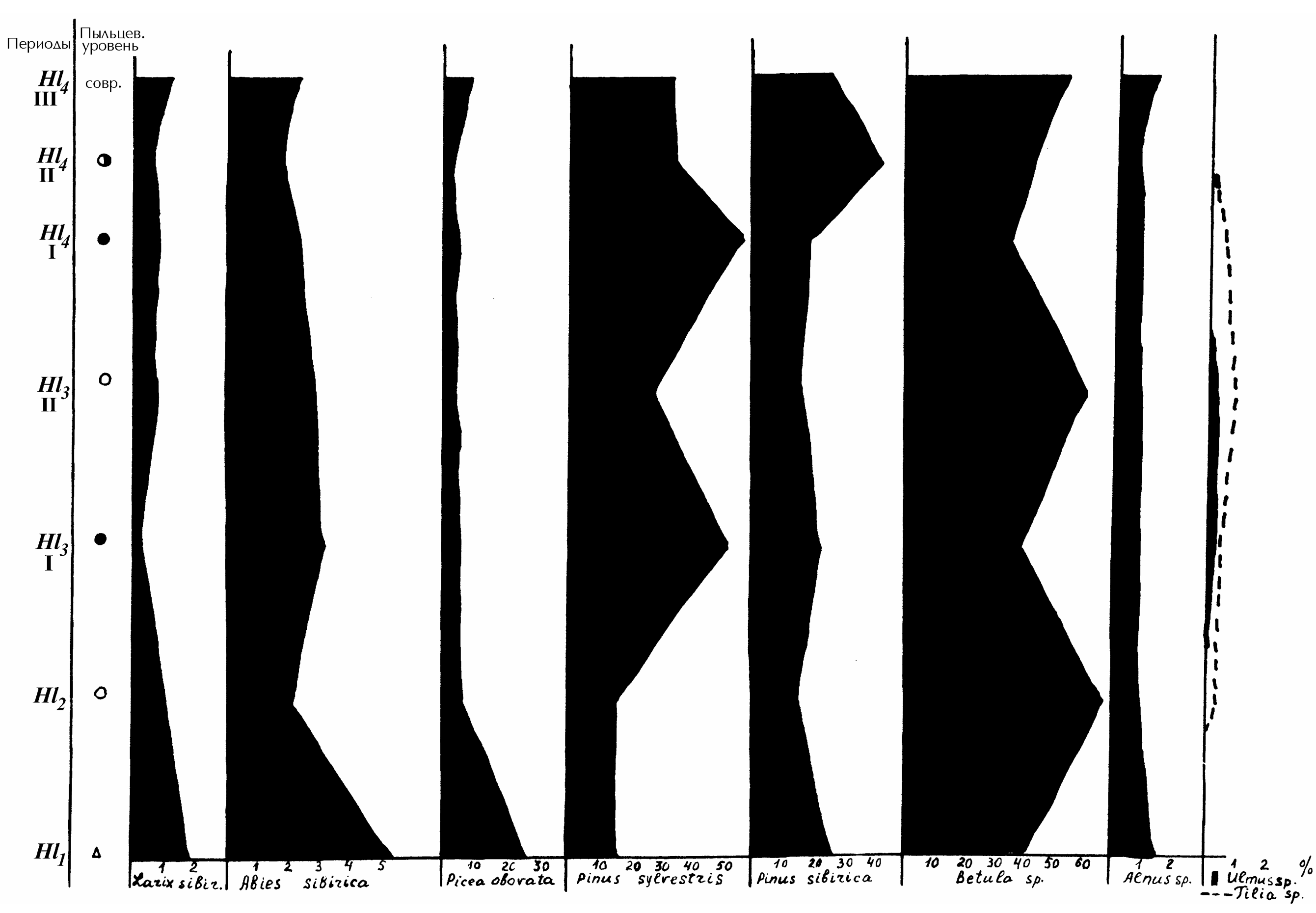



**Рис. 14.** Средняя пыльцевая диаграмма болотных отложений Левобережного Приобья

Завершая обсуждение вопроса о возрасте болот Левобережного Приобья, следует отметить, что полученные нами данные согласуются с мнениями других исследователей. Число диаграмм разного возраста из разных точек района исследования объективно указывает на интенсивность процесса болотообразования в разные периоды голоцена. Начавшись в конце дриаса – пребореале, процесс заболачивания прогрессировал на всём протяжении голоцена и достиг наибольшего размаха в суббореальный период.

## Стратиграфия торфяных отложений

Левобережное Приобье входит в пояс интенсивного торфонакопления, для которого характерны огромные площади торфяных массивов (Никонов, 1953). В исследованном районе 90% торфяного фонда составляют массивы площадью свыше 50 тыс. га. Если в целом по Томской области число торфяников немногим более 1000 и их общая площадь составляет около 7,5 млн. га, то в Левобережном Приобье их всего около 180, но они занимают площадь в 6,3 млн. га (табл. 1). Площадь одной только северной части Большого Васюганского болота, находящейся в пределах Томской области, 2,3 млн. га.

*Таблица 1*

**Площади торфяных месторождений Левобережного Приобья**

| Размеры месторождений, га | Кол-во месторождений, % | Площади месторождений | |
|---|---|---|---|
| | | га | % |
| От 1 до 10 | 1,4 | 12 | < 0,1 |
| От 11 до 50 | 1,5 | 73 | < 0,1 |
| От 51 до 100 | 3,4 | 299 | < 0,1 |
| От 101 до 500 | 6,7 | 2951 | < 0,1 |
| От 501 до 1000 | 6,7 | 18 093 | < 0,1 |
| От 1001 до 5000 | 32,8 | 107 857 | 1,7 |
| От 5001 до 10 000 | 14,2 | 105 929 | 1,7 |
| От 10 001 до 50 000 | 15,1 | 383 498 | 6,1 |
| Свыше 50 000 | 8,2 | 5 691 935 | 90,2 |
| Всего: | 100 | 6 310 647 | 100 |

Олиготрофные болота в районе господствуют на водоразделах и высоких террасах; мезотрофные и эвтрофные – приурочены к окрайкам крупных массивов, к поймам и низким террасам рек. Олиготрофные болота занимают 96,83% общей площади, мезотрофные – 3,11%, эвтрофные – 0,06%. Специфические условия возникновения и развития болот обусловили формирование высоко-обводнённых залежей всех типов, но преимущественно топяного подтипа (табл. 2) (Торфяные месторождения.., 1957; Куликова, 1973).

На всей территории междуречья по занимаемой площади и по встречаемости преобладают залежи верхового типа. В их сложении основное участие принимают фускум-, комплексный, шейхцериевый, шейхцериево-сфагновый и мочажинный виды торфа. Редко или небольшими прослойками встречаются ангустифолиум-, пушицево-сфагновый, пушицевый виды торфа. Незначительное участие в сложении верховых толщ залежей принимают сосново-сфагновый, сосново-пушицевый и сосновый виды торфа. Мощность верховых залежей достигает 4–7 м. Влажность торфов доходит до 94–96%. В основании верховых залежей часто встречаются низинные и переходные торфа. Слои их на террасных болотах имеют бóльшую мощность, чем на водораздельных.

*Таблица 2*

**Стратиграфия торфяных отложений Левобережного Приобья Томской области**

| Тип залежи | Количество торфяных массивов, шт | Количество торфяных массивов, % | Площадь торфяных массивов, га | Площадь торфяных массивов, % | Подтипы залежи | Вид залежи | Встречаемость, % | Геоморфологическая приуроченность |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Верховой | 120 | 65,0 | 4 301 040 | 68,2 | Топяной | Комплексная | 40,4 | Центральные участки водораздельных и террасных болот |
| | | | | | | Фускум | 16,5 | |
| | | | | | | Мочажинная | 3,6 | |
| | | | | | | Шейхцериево-сфагновая | 1,8 | |
| | | | | | | Шейхцериевая | 1,2 | Окраины водораздельных и террасных болот |
| | | | | | | Ангустифолиум | 0,5 | |
| | | | | | | Медиум | 0,5 | |
| | | | | | | Пушицево-сфагновая | 0,5 | |
| Смешанный | 34 | 19,2 | 273 234 | 4,3 | Топяной | Смешанная топяная | 12,2 | Окраины водораздельных и террасных болот |
| | | | | | Лесо-топяной | Смешанная лесо-топяная | 6,0 | |
| Переходный | 16 | 8,8 | 613 152 | 9,7 | Топяной | Переходная топяная | 5,8 | Окраины водораздельных и террасных болот |
| | | | | | Лесо-топяной | Переходная лесо-топяная | 2,0 | |
| Низинный | 14 | 7,0 | 1 123 221 | 17,8 | Топяной | Многослойная топяная | 1,8 | Поймы и низкие террасы рек |
| | | | | | | Осоковая | 2,0 | |
| | | | | | | Травяная | 0,6 | |
| | | | | | | Хвощёвая | 0,3 | |
| | | | | | | Шейхцериевая | 0,3 | |
| | | | | | | Осоково-гипновая | 2,1 | |
| | | | | | | Гипновая | 1,2 | |
| | | | | | Лесо-топяной | Многослойная лесо-топяная | 0,7 | |

Наиболее широко распространены комплексная, фускум- и мочажинная верховые залежи, отличающиеся простым строением и почти постоянной по всей глубине от низкой (5–10%) до средней (25–30%) степенью разложения торфов. Распространены они на центральных участках водораздельных и террасных болот.

Комплексная залежь слагает центральные, сильно обводнённые участки торфяных месторождений с грядово-мочажинными и грядово-озерковыми комплексами на поверхности болота. Сложена она преимущественно комплексным торфом с низкой степенью разложения (10–20%). Придонный слой этой залежи обычно образован пушицево-сфагновым верховым торфом, реже – тонким слоем переходного или низинного торфа. Средняя мощность комплексной залежи 3–4 м (рис. 15, 16).

Фускум-залежь формируется на лучше дренированных участках болот с фускум-, сосново-сфагновым и грядово-мочажинным комплексами на поверхности. Эта залежь отличается также простым строением: она либо нацело сложена фускум-торфом со степенью разложения 5–10% (редко больше), либо подстилается небольшим слоем верхового шейхцериево-сфагнового, переходного древесного или травяного торфа. Средняя мощность фускум-залежи 2–4 м.

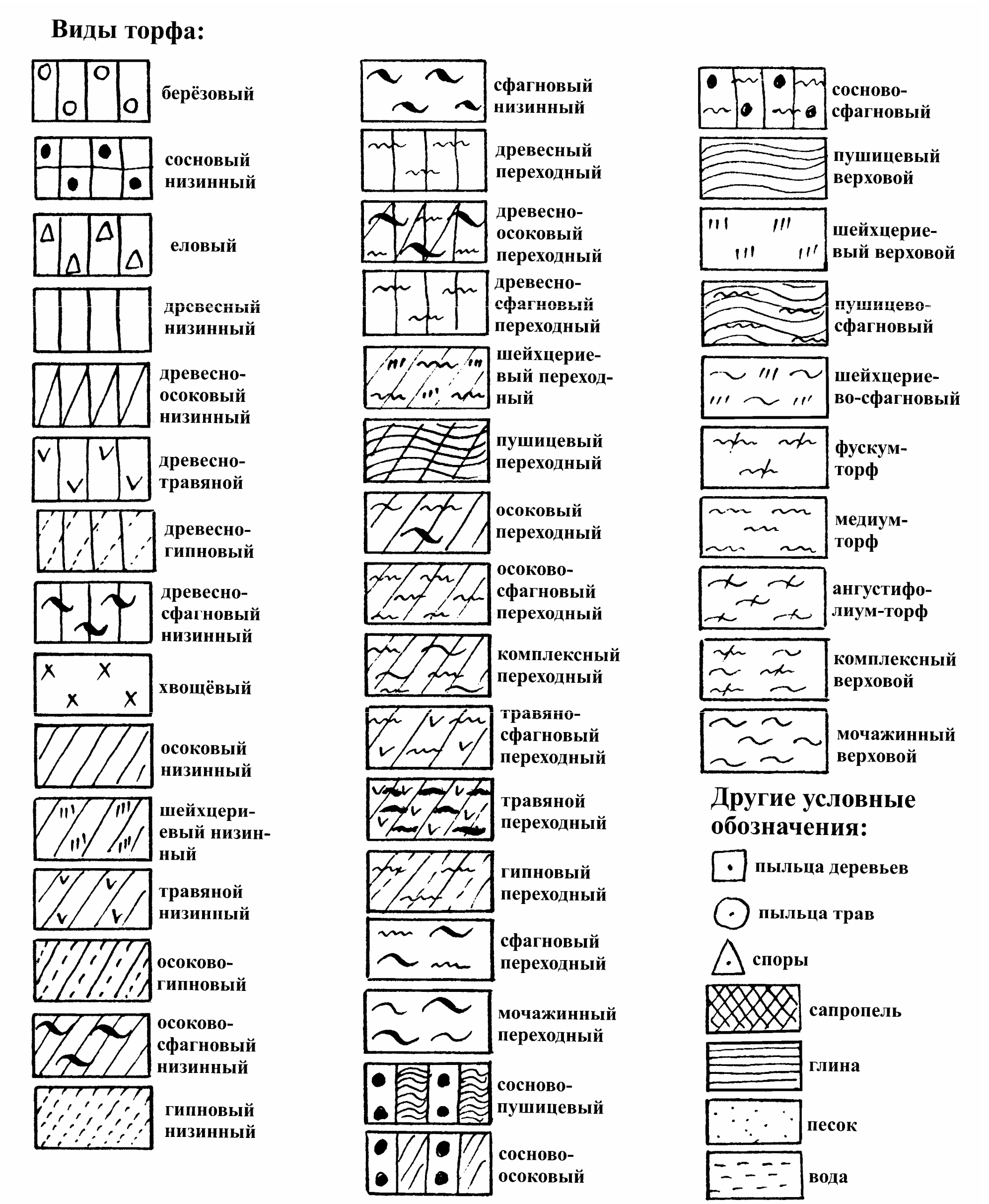



**Рис. 15.** Условные обозначения

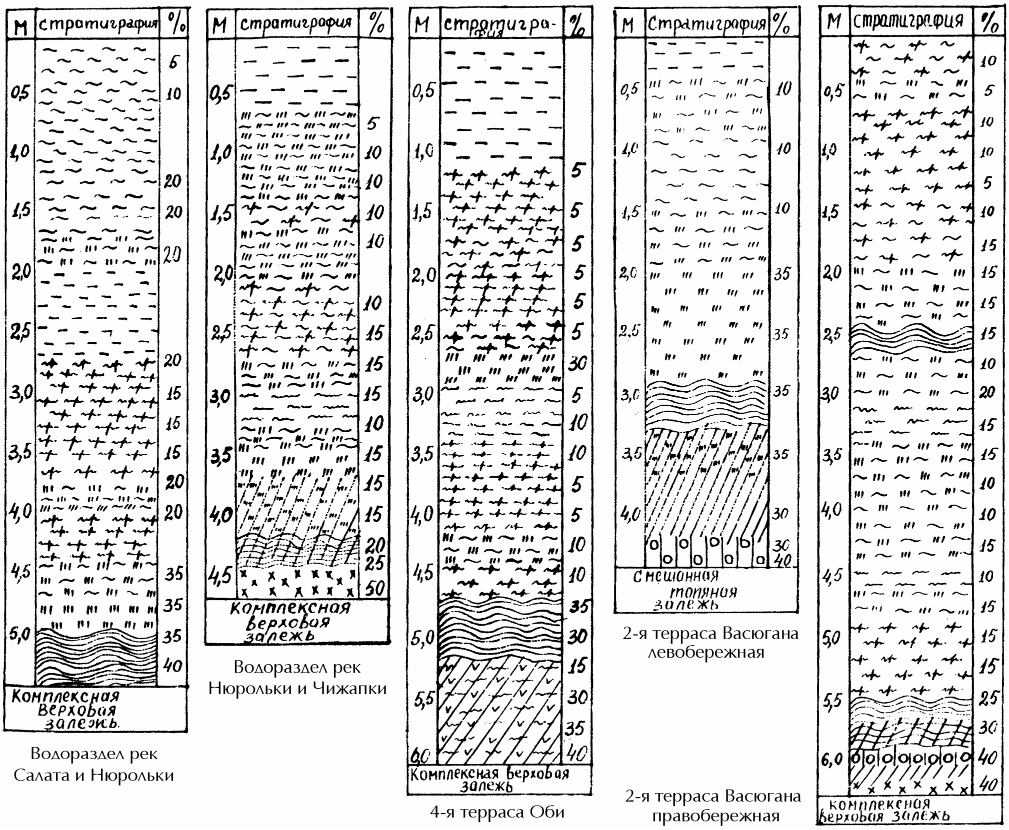



**Рис. 16.** Стратиграфия водораздельных болот Васюганья

В условиях высокого обводнения на месторождениях вторых надпойменных террас с грядово-озерковым, грядово-мочажинным или сфагновым комплексом на поверхности формируется верховая мочажинная залежь. Сложена она в основном сфагновым мочажинным торфом низкой степени разложения (5–15%). Обычно в придонных частях эту залежь подстилает слой пушицево-сфагнового или пушицевого верхового торфа высокой степени разложения (до ~50%), либо слой переходного торфа лесо-топяного или топяного подтипов, также высокой степени разложения. Мощность этой залежи 2–3 м.

Шейхцериево-сфагновая и шейхцериевая залежи формируются в условиях сильного подтопления в окрайковых топях, на небольших центральных плоских участках, занятых грядово-озерковым или грядово-мочажинным комплексами. Встречаются эти залежи в Васюганье сравнительно редко (табл. 3). В их сложении основную роль играют одноимённые виды торфа, которые образуют плотные слои и характеризуются средней степенью разложения 30–35%. Средняя мощность этих залежей обычно 1–2 м.

Менее других в обследованном районе распространены ангустифолиум-, медиум- и пушицево-сфагновая верховые залежи. Ангустифолиум- и медиум-залежи встречаются небольшими участками по склонам крупных водораздельных болот или в центре небольших по площади массивов, между внутренними суходолами, между

озерками и по краям топей. Мощность их около 2 м. Сложены они соответствующими видами торфа, степень разложения которых колеблется от 5 до 20% Часто в основании этих залежей присутствует слой пушицево-сфагнового верхового торфа.

Пушицево-сфагновый торф в сочетании с пушицевым составляют пушицево-сфагновую верховую залежь, тонкий верхний слой которой часто образован ангустифолиум-торфом. Для торфов этой залежи характерна степень разложения 35–40%. Мощность этой залежи 1–1,3 м. Приурочена она к окрайкам верховых болот.

На небольших участках месторождений террас и водоразделов, находившихся продолжительное время под влиянием грунтовых вод, между внутренними суходолами, в контактных зонах эвтрофных и мезотрофных топей, иногда возле озёр и часто между озёрами формируются залежи смешанного типа: топяная и топяно-лесная (табл. 2). Мощность топяно-лесной залежи обычно около 1,5 м. Верхнюю часть разреза её обычно составляют фускум- и медиум- верховые торфа, а в нижней присутствует более мощный слой низинных или переходных древесных торфов. Верхняя часть смешанной топяной залежи, около 1,5–2 м, также образована верховыми торфами, преимущественно фускум- и комплексным. Под ней залегает слой переходных торфов, обычно осокового и осоково-сфагнового. Часто придонный слой образован низинными торфами – осоковым или осоково-гипновым. В Левобережном Приобье смешанная топяная залежь достигает мощности 4–6 м.

Изредка на низких террасах и в поймах рек формируются залежи переходного (около 10%) и низинного (около 18%) типов; мощность их в южных районах Васюганья больше, чем в северных. Залежи переходного типа встречаются в торфяных месторождениях всех геоморфологических уровней, но наиболее характерны они для вторых надпойменных террас, где доминируют залежи топяного подтипа. На первых террасах они встречаются в центральных частях болот, вблизи окраек низинных торфяников, занятых осоково-сфагновыми и древесно-осоковыми группировками. На высоких террасах и водоразделах залежи переходного типа встречаются на болотах вблизи суходолов, в топях, по окрайкам массивов. На сильно обводнённых участках с осоково-сфагновой и осоковой растительностью, мезотрофными гетеротрофными и олиготрофными грядово-мочажинными комплексами формируется переходная топяная залежь. В её сложении участвуют пушицевый, травяно-сфагновый и шейхцериевый переходные торфа с небольшим участием сфагнового, комплексного, травяного, шейхцериево-сфагнового торфов (табл. 2, 3). На менее обводнённых участках, занятых лесными и древесно-осоковыми мезотрофными, сосново-кустарничковыми олиготрофными или эвтрофными травяно-сфагновыми фитоценозами, образуются лесо-топяные залежи из древесно-травяного, древесного, пушицевого и травяно-сфагнового торфов. Эти торфа, как правило, подстилают пласты верховых торфов или нацело слагают различные по площади участки торфяников. Степень разложения торфов переходного типа колеблется от 25–35% в топяной залежи и до 35–45% в лесо-топяной. Залежи переходного типа имеют незначительную мощность – 1–2 м.

По окрайкам олиготрофных болот, среди мелких внутренних суходолов, в поймах небольших рек, по берегам болотных озёр часто формируются участки с торфяной залежью низинного типа. На первых надпойменных террасах в наиболее обводнённых центральных частях болот, в топях, поймах, у суходолов обычны осоково-гипновые и осоковые залежи. По окраинам болот, по берегам озёр, в пойме Оби,

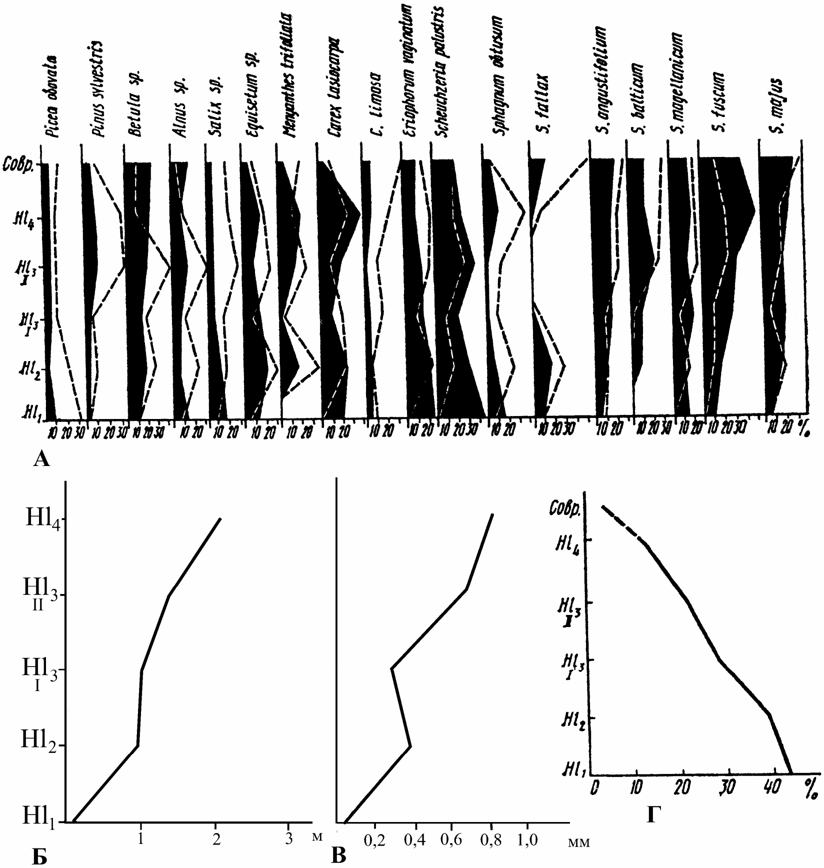
Васюгана и других рек распространены многослойная лесо-топяная и топяная залежи, реже древесная и древесно-осоковая (Торфяные месторождения.., 1957; Тюремнов и др., 1971; Куликова, 1973). Для низинных торфов характерна значительная степень разложения: для древесных – 40–50%, для травяных и моховых – 25–40% (табл. 3). Низинные торфа резко отличаются от торфов других типов количеством растений-торфообразователей, формирующих их растительное волокно, число их иногда доходит до 22–25 и более видов, в то время как верховые торфа могут быть образованы одним видом (фускум) или 2–3 (сфагновый мочажинный, шейхцериево-сфагновый и др.) (рис. 16) (Тюремнов и др., 1971).

*Таблица 3*

**Разнообразие торфов в сложении залежей Левобережного Приобья Томской области** (в %)

| **Название видов торфа** | **Низинный тип** | | **Переходный тип** | | **Верховой тип** | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | **Встре-чаемость** | **Средняя степень разложения** | **Встре-чаемость** | **Средняя степень разложения** | **Встре-чаемость** | **Средняя степень разложения** |
| Берёзовый | 11 | 32 | – | – | – | – |
| Сосновый | <1 | 45 | – | – | – | – |
| Древесный | 3 | 44 | 5 | 41 | – | – |
| Древесно-травяной | 9 | 56,4 | 40 | 36,6 | – | – |
| Сосново-пушицевый | <1 | 50 | – | – | – | – |
| Древесно-сфагновый | – | – | 2 | 27,5 | – | – |
| Сосново-сфагновый | <1 | 40 | – | – | – | – |
| Вахтовый | 8 | 31 | – | – | – | – |
| Осоковый | 10 | 27 | 6 | 27,5 | – | – |
| Пушицевый | 8 | 28 | 10 | 32 | 4 | 31,4 |
| Хвощовый | 16 | 38 | – | – | – | – |
| Шейхцериевый | 14 | 32,5 | 11 | 27 | 15 | 20 |
| Травяной | 16 | 22,3 | 1 | 20 | – | – |
| Осоково-гипновый | 1 | 5 | – | – | – | – |
| Осоково-сфагновый | 1 | 22,5 | <1 | 20 | – | – |
| Шейхцериево-сфагновый | – | – | 1 | 20 | 11 | 12,3 |
| Травяно-сфагновый | – | – | 15 | 34,7 | – | – |
| Пушицево-сфагновый | – | – | – | – | 3 | 23,9 |
| Гипновый | 2 | 32,5 | – | – | – | – |
| Сфагновый | 1 | 22,5 | 1 | 25 | – | – |
| Комплексный | – | – | 8 | 26,4 | 17 | 11,4 |
| Фускум- | – | – | – | – | 26 | 8,2 |
| Рубеллюм- | – | – | – | – | <1 | 10 |
| Медиум- = магелла-никум- | – | – | – | – | 6 | 12 |
| Ангустифолиум- | – | – | – | – | 7 | 11 |
| Мочажинный | – | – | – | – | 11 | 9,5 |
| Линдбергии- | – | – | – | – | <1 | 13 |
| Соотношение по типам | 14,4 | | 22,8 | | 62,8 | |

К особенностям ботанического состава торфов Западной Сибири нужно отнести их олиготрофность, выражающуюся в постоянном присутствии остатков олиготрофных сфагновых мхов (чаще других *Sphagnum angustifolium, S. fuscum, S. magellanicum*) в волокне торфов всех типов (рис. 17, А). Степень олиготрофности увеличивается в направлении с юга на север (Торфяные месторождения.., 1957).



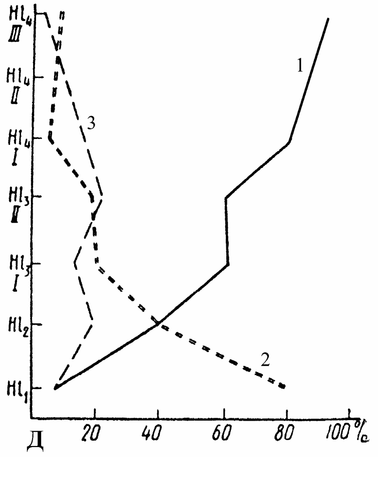




**Рис. 17.** Основная флора и динамика торфонакопления болот Левобережного Приобья

А – средняя ботаническая диаграмма торфяных отложений болот, пунктиром обозначена встречаемость остатков растений в торфах; Б – изменение средней скорости нарастания мощности слоя торфа за весь период голоцена; В – изменение средней годовой скорости нарастания мощности слоя торфа в голоцене; Г – изменение средней степени разложения торфа; Д – соотношение типов торфов, слагающих голоценовые залежи Васюганья:
1 – верховой торф; 2 – переходный торф;
3 – низинный торф

Особенности геоморфологического залегания болот накладывают отпечаток на характер размещения торфяных залежей разных типов. Торфяные залежи болот водоразделов и высоких террас обычно сложены торфами верхового типа, подстилаемыми небольшими прослойками переходных и низинных торфов. По мере снижения уровня залегания болота уменьшается доля верховых торфов и увеличивается участие переходных, а на торфяниках первых террас преобладают залежи низинного типа. На горизонтально расположенных болотах отмечено более простое строение залежей, встречаются участки, сложенные каким-либо одним видом торфа. На торфяниках склонов наблюдается значительная пестрота в строении залежей, что вызвано различиями в вводно-минеральном питании, разных уклонах поверхностей, разной дренированностью территорий.

Сложный рельеф минерального дна торфяников, их различное положение определяют значительные колебания глубин даже в одноимённых по видовому составу залежах. Наиболее мощные по глубине залежи отмечены в центральных частях верховых болот, расположенных на высоких террасах и склонах, занятых олиготрофными грядово-мочажинными и грядово-озерковыми комплексами. В таких местах глубина залежи составляет 4,5–6,0 м, снижаясь к окрайковым частям, уступам и внутренним суходолам до 1 м. На водоразделах глубокие участки залежей также приурочены к сильно обводнённым центрам болот с грядово-озерковыми и грядово-мочажинными комплексами. Здесь глубина залежи колеблется от 3–4 м на основном массиве до 6–7 м в первичных очагах заболачивания. В центральных частях торфяников первых террас встречаются залежи глубиной до 3–4,5 м.

Низинные и переходные залежи отличаются большим однообразием в строении, обычно они сложены 1–2 видами торфа. Для верховых, а тем более смешанных залежей характерно большое разнообразие в напластовании торфов. Обычно в сложении верховых и смешанных залежей участвуют от 2–3 до 5–6 видов торфа. Исключение составляет верховая фускум-залежь, которая чаще всего сложена одним видом торфа – фускум-верховым.

По данным НПО «Геолторфразведка», пнистость торфяных залежей северной и центральной частей Левобережного Приобья Томской области составляет доли процента – 0,2–0,3.

## Скорость нарастания торфяной толщи

Хронологический анализ стратиграфии торфяных отложений Васюганья показывает, что между возрастом отложений и их мощностью существует прямая зависимость: самый мощный слой торфа залегает в древнейших очагах заболачивания. В разные периоды голоцена отложились слои торфа разной мощности, степени разложения, а иногда и типа, что свидетельствует о физико-географических условиях того времени (табл. 4).

Для торфяников исследованного района со времени их возникновения и до настоящего времени характерно постоянное увеличение мощности отложенного слоя торфа по периодам и за одинаковый отрезок времени (рис. 17, Б, В). На обследованном участке Большого Васюганского болота в раннем голоцене ($Hl_2$) откладывался в среднем за год слой торфа в 0,5 мм, в среднем голоцене ($Hl_3$) – 0,4 мм, в позднем ($Hl_4$) – 0,8 мм; на водоразделе рек Васюган и Чебачья – соответственно 0,4; 0,4 и 0,5 мм в год. Низкий прирост торфа в $Hl_2$ и первой половине $Hl_3$ может свидетельствовать как о тёплом климате того времени, что способствовало быстрому разложению

растительных остатков, так и о сравнительной сухости климата в эти периоды, обусловившей слабый годовой прирост растений. Уменьшение степени разложения торфов связано со сменой древесных и травяных видов торфа сфагновыми (рис. 17, Г). Графики скорости накопления торфов и степени разложения их свидетельствуют о том, что в целом изменения климата в голоцене в центре Западной Сибири происходили постепенно, но со значительными колебаниями температур и влажности в отдельные периоды.

*Таблица 4*

**Скорость нарастания мощности торфяных отложений в Васюганье**

| Периоды голоцена | | Мощность слоя, м | | Годовой прирост, мм | | Степень разложения средняя, % | Тип торфа (преобладающий выделен курсивом) |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| по Нейштадту | по Blytt-Sernander | средняя | колебания | средний | колебания | | |
| Поздний | Субатлантический | 2,50 | 1,3–2,5 | 0,82 | 0,52–1,00 | 14,2 | *Верх.*, Низ., Перех. |
| Средний | Суббореальный | 1,30 | 1,0–1,75 | 0,65 | 0,43–0,80 | 22,0 | *Верх.*, Низ., Перех. |
| | Атлантический | 1,03 | 0,5–1,50 | 0,29 | 0,15–0,43 | 28,0 | Верх., *Низ.*, *Перех.* |
| Ранний | Бореальный | 0,90 | 0,4–1,20 | 0,36 | 0,16–0,60 | 37,5 | Низ., *Перех.* |

Первая половина голоцена характеризовалась относительно тёплым, прохладным и влажным климатом. На всём протяжении голоцена, по мнению большинства исследователей, происходило чередование холодных и более тёплых периодов с переменной влажностью разной протяжённости. С середины голоцена шло однонаправленное постепенное похолодание и уменьшение влажности климата (Нейштадт, 1957; Хотинский, 1977, 1982; Лисс и др., 2001).

## Динамика болот в голоцене

В послеледниковое время в центральной части Западно-Сибирской низменности существовало много мелководных громадных по площади водоёмов, заполненных талыми ледниковыми водами. В них развивались преимущественно мезотрофные, изредка эвтрофные древесно-травяные, осоковые, хвощовые, шейхцериевые или травяно-моховые топи. Они и обусловили начало болотообразования и отложения торфов. В разные периоды голоцена происходили изменения в соотношении торфов, участвующих в сложении торфяных залежей (рис. 17, Д). В $Hl_1$ (древнем), на первых этапах существования болот, абсолютно преобладали переходные торфа (древесно-травяные, древесно-моховые, шейхцериевые и травяно-сфагновые), образованные мезотрофными фитоценозами. Это объясняется тем, что в районе исследования преобладали бедные выщелоченные грунты и пресные и ультрапресные воды. Болота древнего голоцена имели вогнутую поверхность и собирали в себя все поверхностные воды, но уже в $Hl_2$ (раннем) начал изменяться гидрологический режим болот. Процесс болотообразования всё ещё носил островной характер, эвтрофные и мезотрофные фитоценозы сменялись олиготрофными, преимущественно шейхцериевы-

ми. Началось интенсивное торфообразование. По мере накопления торфяных отложений болота переходили из стадии вогнутой и плоской поверхности в стадию выпуклой поверхности. Увеличилась роль верховых торфов. Из центров заболачивания болота начали распространяться на соседние территории. В этот период всё ещё большую долю составляли переходные торфа, увеличилась доля низинных, что свидетельствовало о дальнейшем распространении процесса. Неуклонно росла доля верховых торфов, и к началу $Hl_3$ (среднего) верховые торфа абсолютно преобладали, доля низинных и переходных снизилась, отражая спад интенсивности процесса в атлантическое время. В растительности болот доминирование перешло к сфагновым мхам. Во второй половине $Hl_3$, с суббореального периода, продолжала увеличиваться доля верховых торфов, а доля низинных и переходных неуклонно снижалась.

Выделенные некоторыми авторами атлантико-суббореальный контакт и суббореально-субатлантический контакт, выражающиеся в уменьшении количества пыльцы *Betula nana* в спорово-пыльцевых диаграммах и слоях сосново-сфагнового или сосново-пушицевого торфов в залежах, на болотах Васюганья не прослеживаются (Нейштадт, 1969; Хотинский и др., 1970). Встречающиеся в этом районе слои пушицевого и пушицево-сфагнового торфов мощностью 0,25–0,5 м располагаются, как правило, в придонных слоях или на контактах с торфами других типов. Образование этих слоёв связано с изменением гидрологического режима болот. На графиках степени разложения этим слоям не сопутствует резкое её увеличение, так характерное для «пограничных» горизонтов. Графики показывают плавное увеличение степени разложения торфов от верховых к низинным. Возникновение названных прослоек можно объяснить широким распространением пушицевых фитоценозов в результате изменения типа питания поверхности болота, развивавшемся на ещё довольно богатом минеральными веществами субстрате. Образование этих прослоек вызвано не климатическими, а геологическими причинами (Лунсгергаузен, 1955; Хотинский, 1971).

Уменьшение степени разложения торфов на протяжении голоцена доказывает отсутствие условий для быстрой гумификации растительных остатков, что могло быть вызвано, с одной стороны, слабым развитием микробиологических процессов на олиготрофных болотах, а с другой, – низкими температурами и высокой влажностью климата (Загуральская, 1967; Пьявченко, 1968). Постепенное и неуклонное увеличение прироста торфа говорит о том, что с начала голоцена происходило постепенное усиление континентальности климата и увеличение влажности, что способствовало широкому распространению моховых фитоценозов.

Во второй половине $Hl_3$ (суббореальный период) произошло слияние отдельных болотных массивов в обширные системы. Благодаря господству сфагновых фитоценозов на болотах отлагались рыхлые верховые торфа. Поверхность болот становилась всё более и более выпуклой. Сток с болот увеличивался, способствуя заболачиванию соседних участков, а недостаток питания для растений на вершинах болот приводил к их отмиранию и разрушению сфагновой дернины. Центральная часть болот становилась плоской. На таких болотах господствовали грядово-мочажинные и грядово-озерковые комплексы. Ко второй половине позднего голоцена болота водоразделов и террас прошли разные стадии – от плоского-слабовыпуклого-резковыпуклого-пологовыпуклого до плосковыпуклого, соответствуя схеме развития болот центрально-олиготрофного типа (Торфяные месторождения.., 1957; Тюремнов, 1976).

Пойменные эвтрофные болота развивались по-разному в предшествующие периоды. На некоторых из них всё время преобладали преимущественно осоковые фитоценозы. На других долгое время господствовали древесно-травяные. В настоящее время на них широко распространены осоковые и осоково-гипновые группировки растительности. В отличие от водораздельных и террасных болот в низинных торфах эвтрофных пойменных болот отсутствуют остатки олиготрофных сфагновых мхов. На участках высоких пойм развивались мезо- и олиготрофные болота. Длительное время на них доминировали пушицевые сообщества, которые по мере накопления торфа сменялись эрикоидными кустарничками и сфагновыми мхами.

На ход развития болот, помимо климатических и гидрологических причин, влияло очень много факторов: характер рельефа на первых этапах существования болот, водно-солевой режим питающих вод и грунтов, форма и характер поверхности болотного массива, строение и свойства торфяной залежи, свойства составляющих её видов торфа, состав и строение современного растительного покрова и многие другие.

## Растительный покров болот

На всём протяжении голоцена в растительном покрове болот района и в отложенных слоях торфов присутствовали те же виды растений, которые встречаются и в настоящее время. При колебаниях температур и влажности в разные периоды голоцена менялось лишь их количественное соотношение. Этот факт также служит доказательством отсутствия резких климатических изменений за последние 10 тысяч лет. Виды растений с узкой экологической амплитудой росли на болотах соответствующей трофности и в благоприятные периоды могли играть заметную, иногда даже ведущую роль в сложении соответствующих фитоценозов, но в целом по району их участие незначительно. Это прежде всего гипновые мхи (кроме *Warnstorfia fluitans, Meesia triquetra*), *Dryopteris* spp., *Molinia coerulea, Schoenoplectus lacustris*. Некоторые виды (*Carex riparia, C. pseudocyperus, Calliergon giganteum, Sphagnum acutifolium, S. teres, S. centrale, S. papillosum*) ощутимо участвовали в сложении растительного покрова на болотах лишь в отдельные периоды, хотя и встречаются на протяжении всего голоцена. Виды третьей группы, преимущественно эвтрофные, в течение всего голоцена постепенно сокращают своё участие в растительном покрове болот из-за уменьшения площади эвтрофных болот (*Salix* spp., *Carex omskiana, Eriophorum vaginatum*, *Meesia triquetra, Scheuchzeria palustris, Phragmites australis, Sphagnum subsecundum* и др.). Наконец, есть виды, участие которых в растительном покрове болот постоянно возрастает благодаря господству в регионе олиготрофных массивов – это сфагновые мхи, преимущественно олиготрофные (*Sphagnum fuscum, S. magellanicum, S. angustifolium, S. majus, S. jensenii, S. cuspidatum, S. balticum*). Разделение видов на подобные группы обусловлено динамикой развития процесса заболачивания и самих болот (Куликова, 1971).

На обследованных водораздельных болотных массивах господствуют грядово-мочажинный и мочажинно-озерковый комплексы. Гряды на них небольшие (2–20 м), иногда состоят из отдельных кочек. На грядах представлен разрежённый древостой из *Pinus sylvestris* f. *willcommii* с множеством сухостоя. В разрежённом кустарничковом ярусе встречаются *Ledum palustre, Vaccinium uliginosum, Chamaedaphne calyculata, Rubus chamaemorus, Oxycoccus palustris* и *O. microcarpus*. В травяном ярусе представлена *Eriophorum vaginatum*. Моховой покров сложен *Sphagnum fus-*

*cum* с редкими вкраплениями *S. angustifolium*. В основании гряд и по склонам крупных кочек к *S. fuscum* примешивается *S. magellanicum*. В углублениях между кочками на грядах имеются пятна лишайников *Cladonia alpestris* и *C. rangiferina* разной площади. Мочажины крупные, с участками оголённого торфа и озёрами. Поверхность мочажин неровная с незначительными повышениями и понижениями. Основную массу мохового покрова составляет *Sphagnum majus*, на микроповышениях обитают *S. lindbergii* и *S. papillosum* и угнетённые экземпляры *Andromeda polifolia*, в микропонижениях – *S. majus, S. jensenii*; ближе к краям мочажин – *S. balticum*. По всей поверхности мочажин растёт *Scheuchzeria palustris*. Участки с открытым торфом покрыты печёночниками, преимущественно *Cephalozia fluitans*, по краю этих участков растут *Rhynchospora alba* и *Carex limosa*. По краю открытых водных поверхностей, в озерках плавают угнетённые экземпляры *Sphagnum cuspidatum* (отмечено 7 ассоциаций). Болота Левобережного Приобья в настоящее время находятся в третьей стадии развития по схеме А.Я. Бронзова (1930): это болота с ровной, плохо дренируемой центральной частью, занятой мочажинными и озёрными комплексами.

Для дренированных участков и склонов болотных массивов характерны сосново-кустарничковый, сосново-пушицево-сфагновый и сосново-сфагновый комплексы, составленные *Pinus sylvestris* f. *uliginosa* и f. *litwinowii,* довольно плотный кустарничковый ярус, моховой покров исключительно из *Sphagnum fuscum*. В более увлажнённых местах присутствует травяной ярус из пушицы влагалищной, а в моховом ярусе прибавляются *Sphagnum angustifolium* и *S. magellanicum* (выявлено 5 ассоциаций).

*Таблица 5*

**Смены фитоценозов на водораздельных болотах Левобережного Васюганья**

| Последовательность вертикальных смен фитоценозов | Последовательность горизонтальных смен фитоценозов |
|---|---|
| олиготрофные мочажинные сфагновые<br>↑<br>олиготрофные сфагновые<br>(гряд и мелких мочажин)<br>↑<br>олиготрофные сосново-сфагновые<br>↑<br>олиготрофные шейхцериево-сфагновые<br>↑ ↑<br>олиготрофные пушицевые ↑<br>↑ ↑<br>олиготрофные шейхцериевые<br>↑<br>мезотрофные шейхцериевые<br>↑ ↑<br>мезотрофные сфагновые — мезотрофные лесные | Грядово-мочажинно-озерковые комплексы<br>(Кустарничково-травяно-сфагновые)<br>↑<br>Грядово-крупно-среднемочажинные комплексы (Сосново-кустарничково-травяно-сфагновые) →<br>↑<br>→ сосново-сфагновый комплекс, мелкомочажинный комплекс →<br>↑<br>→ сосново-пушицево-сфагновый комплекс →<br>↑<br>→ сосново-кустарничковый комплекс →<br>↑<br>олиготрофные топи по окраинам болот<br>→ (чистые моховые ассоциации) →<br>↑<br>→ по окраинам болот<br>осоковые мезотрофные комплексы →<br>↑<br>→ древесно-сфагновые комплексы →<br>↑<br>→ древесно-осоковые комплексы |

Для сильно обводнённых олиготрофных топей по окраинам болот характерны чистые моховые ассоциации (*S. majus, S. papillosum, S. balticum, S. angustifolium*), либо с примесью очеретника белого, шейхцерии болотной и сфагнума папиллозного. На окраинах болот формируются древесно-сфагновые и осоковые мезотрофные комплексы. Здесь разреженный древесный ярус образован *Pinus sylvestris* f. *litwinowii* и *Betula alba*. На кочках вокруг деревьев – редкие кустарнички. Хорошо развит травяной ярус из *Menyanthes trifoliata, Carex rostrata, Equisetum palustre*. В моховом покрове доминирует *Sphagnum obtusum*.

Последовательность смен болотных фитоценозов на всём протяжении развития болот Левобережного Приобья имеет большое сходство с чередованием их в современном растительном покрове (табл. 5) (Куликова, 1971; Куликова и др., 1971).

## Заключение

Изложенные материалы указывают на уникальность природного комплекса центральной части Западно-Сибирской равнины. Масштабность проявления процесса заболачивания в регионе, его влияние на все факторы и характеристики природного и социально-экономического комплекса убедительно доказывают необходимость тщательно продуманного, очень осторожного и аккуратного взаимодействия с природой, использования и усиления действия положительных сторон этого природного явления. Основную долю природных богатств центра Западной Сибири составляют залежи торфа и его производных продуктов. Большое экономическое значение имеют и другие природные ресурсы болот: огромные запасы чистейшей пресной воды, ягодники, кедровники, лекарственные растения, бальнеологические ресурсы, ценные и редкие виды животных и растений, обитающие на болотах, и другие.

## Список литературы

*Бамбалов Н.Н., Ракович В.А.* 2005. Роль болот в биосфере. – Минск: Бел. наука. 285 с.

*Бронзов А.Я.* 1930. Верховые болота Нарымского края (бассейн реки Васюган) // Тр. Науч.-иссл. Торфяного ин-та. Вып. 3. С. 5–90.

Васюганское болото (природные условия, структура и функционирование). 2003. – 2-е изд. / ред. Л.И. Инишева. – Томск: ЦНТИ. 212 с.

*Загуральская Л.М.* 1967. Микрофлора лесных болот южной тайги Томской области. – Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Томск. 18 с.

*Иванов К.Е., Котова Л.В.* 1964. Вопросы динамики развития и гидрологические характеристики рямов Барабинской низменности // Тр. Гос. Гидрол. ин-та. Вып. 112. С. 35–53.

*Кац С.В.* 1957. Этапы развития растительности Западной Сибири в голоцене // Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода. Вып. 13. С. 118–123.

Классификация видов торфа и торфяных залежей. 1951. – М.: Изд. Главн. Упр. Торф. фонда при СМ РСФСР. 68 с.

Классификация растительного покрова и видов торфа центральной части Западной Сибири. 1975. – М. 148 с. (Процитировано по: Лисс и др., 2001.)

*Куликова Г.Г.* 1971. К динамике растительного покрова водораздельных болот Левобережного Васюганья в голоцене // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол., почвовед. № 1. С. 115–117.

*Куликова Г.Г.* 1973. Динамика болот Левобережного Приобья Томской области на протяжении голоцена. – Автореф. дис. … канд. биол. наук. – М. 24 с.

*Куликова Г.Г.* 1976. Динамика растительного покрова Васюганья в голоцене // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. № 1. С. 85–91.

*Куликова Г.Г.* 1979. История формирования лесов Васюганья в голоцене // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 2. С. 3–13.

*Куликова Г.Г.* 2006. Основные геоботанические методы изучения растительности // Летняя учебно-производственная практика по ботанике / Ред. А.К. Тимонин. – М.: Изд. каф. высших растений биол. ф-та Моск. ун-та. 152 с.

*Куликова Г.Г., Лисс О.Л., Предтеченский А.В., Скобеева Е.И., Тюремнов С.Н.* 1971. Растительный покров торфяных болот Среднего Приобья и закономерности его размещения // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол., почвовед. № 2. С. 53–57.

*Лисс О.Л., Абрамова Л.И., Аветов Н.А., Березина Н.А., Ивашева Л.И. и др.* 2001. Болотные системы Западной Сибири и их природоохранное значение / Ред. В.Б. Куваев. – Тула: Гриф и К°. 584 с.

*Лисс О.Л., Березина Н.А.* 1981. Болота Западно-Сибирской равнины. – М.: Изд-во Моск. ун-та. 208 с.

*Лисс О.Л., Березина Н.А., Куликова Г.Г.* 1976. Возраст болот центральной части Западно-Сибирской равнины // Природные условия Западной Сибири. Вып. 6. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 69–85.

*Лисс О.Л., Куликова Г.Г.* 1967. К районированию торфяных болот Томской области // Вестн. Моск. ун-та. № 4. С. 87–91.

*Лунсгергаузен Г.Ф.* 1955. Некоторые итоги аэрогеологических исследований в Западной Сибири. (Очерк новейших тектонических движений.) // Советская геология. № 5. С. 52–78.

*Матухин Р.Г., Матухина В.Г., Васильев И.П., Михантьева Л.С. и др.* 2000. Классификация торфов и торфяных залежей Западной Сибири // Торфяные и сапропелевые ресурсы России: проблемы комплексного изучения, рационального использования, структура геологической службы по торфу и сапропелю. – Новосибирск: СО РАН НИЦ ОИГГМ. 96 с.

Методика полевых геоботанических исследований. 1938. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. 216 с.

Методы исследования торфяных болот. Ч. 2. Лабораторные и камеральные работы. 1939. / Ред. М.И. Нейштадт // Тр. Центр. торф. опытн. станции. Т. 6. – М. 319 с.

*Нейштадт М.И.* 1957. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. – М.: АН СССР. 404 с.

*Нейштадт М.И.* 1969. Введение // Голоцен. – М.: Наука. С. 5–11.

*Никонов М.Н.* 1953. Размещение современных торфяных отложений // Природа. № 10. С. 37–49.

Пыльцевой анализ. 1950. / Ред. И.М. Покровская. – М.: Госгеолиздат. 571 с.

*Пьявченко Н.И.* 1968. Динамика лесистости и состава лесов на юге Сибири в голоцене по данным изучения торфяных и сапропелевых отложений // Лесоведение. № 3. С. 17–30.

Торфяные месторождения Западной Сибири. 1957 / Отв. ред. А.С. Оленин. – М.: ГУТФ. 149 с.

*Тюремнов С.Н.* 1976. Торфяные месторождения. Изд. 3, перераб. – М.: Недра. 488 с.

*Тюремнов С.Н., Лисс О.Л., Куликова Г.Г.* 1971. Торфяные отложения левобережного Приобья северной части Томской области // Природные условия Западной Сибири. Вып. 1. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 65–76.

*Хотинский Н.А.* 1969. Корреляция голоценовых отложений и абсолютная хронология схемы Блитта-Сернандера // Голоцен. К VIII Конгрессу INQUA. Париж. 1969. – М.: Наука. С. 78–90.

*Хотинский Н.А.* 1971. Опыт трансевразиатской корреляции событий голоценовой истории растительности и климата таёжной области Евразии. Пленарный доклад на I Междунар. Палинологич. конференции в Новосибирске. – М.: Наука. 13 с.

*Хотинский Н.А.* 1977. Голоцен северной Евразии. Опыт трансконтинентальной корреляции этапов развития растительности и климата. К X Конгрессу INQA (Великобритания, 1977). – М.: Наука. 198 с.

*Хотинский Н.А.* 1982. Голоценовые хроносрезы: дискуссионные проблемы палеогеографии голоцена // Развитие природы территории СССР в позднем плейстоцене и голоцене. – М.: Наука. С. 142–148.

*Хотинский Н.А., Девирц А.Л., Маркова Н.Г.* 1970. Возраст и история формирования болот восточной окраины Васюганья // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 71. № 5. С. 82–92.

*Шумилова Л. В., Елисеева В.М.* 1956. Торфяные болота Томской области и пути их хозяйственного освоения. – Томск: Изд-во Томск. ун-та. 44 с.

# О НЕКОТОРЫХ ПОНЯТИЯХ ФЛОРИСТИКИ

*А.С. Зернов*

Zernov A.S. THOUGHTS ON SOME FLORISTIC TERMS. Flora as a whole can be divided into partial sets on the basis of certain single or several parameters. Plant species that constitute a flora are reflections of biological diversity while their grouping according to different relations is a reflection of biological complexity. Such a complexity can be expressed in several ways. Distribution of species between supraspecific taxa (genera, families, etc.) shows the taxonomic structure of the flora. Separation on the basis of all other parameters (typological characters) gives a particular typological structure (geographic, genetic, biomorphological, etc.). Taxonomic structure as well as any other typological structure of the flora can be divided into elements of the flora. The most appropriate way is to use «element of flora» as a neutral term, meaning the part of a given flora, which is recognized from different points of view. Recognized categories of elements should be described by the relevant adjectives.

Geographical structure of the flora is represented by geographic elements (geoelements). Geographic element is a group of species with similar distribution areas. Several different approaches are possible for recognizing geographic elements.

Endemic and alien plants constitute separate geographic elements. The concept of regional endemic and regional subendemic plants is often used to describe the endemism of a flora. The latter term is often unnecessary since duplicates the concept of «regional endemic plants», but the category «subendemic plants» is useful if taxa occur in a small area or point outside the region under study. In the analysis of flora, the concepts of «endemic plants» and «regional endemic plants» are quite opposite. The first one shows the specificity of the flora, the latter one reflects relationships with adjacent floras.

Florogenetic structure of the flora is represented by florogenetic elements that can be defined as groups of species with geographical common origin. Traditionally, florogenetic elements fall into two categories, viz. allochthonous and autochthonous, but the assignment of a species to one of these categories is often very problematic. Florogenetics per se is a part of floristics while florogenetic structure is a way to summarize the data on the genesis of flora.

В отечественной флористике не существует общепризнанной концепции флоры и однозначного определения понятий, входящих в компетенцию её изучения. В литературе не раз предпринимали попытки упорядочить всё многообразие флористической терминологии (см., например, Юрцев, Камелин, 1991). Данная статья – очередная попытка внести ясность в понимание некоторых терминов флористики.

## О «флоре»

При изучении растительного покрова (совокупности всех особей растений, обитающих на данной территории) перед исследователем встают два вопроса: «что» [растёт] и «как» [растёт]. Ответом на вопрос «что», очевидно, будет перечень (полная совокупность) видов растений, то есть то, что в географии растений традиционно называют флорой (Толмачёв, 1974). Иными словами, флора – это множество таксонов в определённом географическом контуре. Границы этого контура могут быть как орографическими или гидрографическими, так и обозначенными на любых других основаниях. По ряду причин субъективного и объективного характера в составе флоры обычно рассматривают лишь сосудистые растения. При этом необходимо отметить, что флора объединяет виды, существующие на данной территории в настоящее время, а не бывшие ранее и исчезнувшие. Конечно, если мы изучаем исто-

рию флоры или её динамику, то необходимо учитывать все исчезнувшие с территории виды[1].

Высказывание, что естественная флора (флора естественного района) является не случайной совокупностью видов, но их системой, организованной в определённые растительные сообщества (Камелин, 1969), не совсем соответствует реалиям. На любой территории, даже выделенной на основании так называемого природного районирования, элемент случайности всё же имеет место.

Само понятие «природное районирование» неоднозначно. Вообще районирование – это прежде всего такое деление земной поверхности, при котором выделенные участки сохраняют территориальную целостность и внутреннее единство, вытекающее из общности исторического развития, географического положения, единства географических процессов и пространственной сопряжённости отдельных составных частей (Исаченко, 1965). Основной принцип районирования – территориальная целостность и неповторимость отдельных регионов (Огуреева, 1991).

Подходы к природному районированию могут быть различными, и в зависимости от принятых критериев мы получим совершенно различные выделы. С одной стороны, возможно комплексное районирование, при котором осуществляется взаимная проверка географических и биологических параметров. С другой стороны, возможно применение лишь одной группы характеристик: географических (районирование комплексное физико-географическое и частное физико-географическое: геоморфологическое, климатическое, палеогеографическое и т.п.), биологических (районирование комплексное биогеографическое, зоогеографическое, фитогеографическое) или прикладных (районирование рекреационное, мелиоративное и т.п.). Однако даже районирование, основанное только на признаках растительного покрова, субъективно, как и любая классификация, и о естественности такого районирования можно говорить с известной натяжкой, что показано С.М. Разумовским (1999). Если осуществлять районирование на основании флористических комплексов, как предлагает М.Г. Попов (1963), то для этого сначала надо изучить флору какой-то предварительно выделенной территории, её генезис и определить имеющиеся здесь флористические комплексы. Некоторым решением проблемы может быть применение комплексного ботанико-географического районирования, но и здесь имеется несколько вариантов; обзор возможных подходов дан Р.В. Камелиным (1990).

Элемент случайности проявляется и в отсутствии тех или иных видов-ассектаторов. Кроме того, при современном уровне антропогенного воздействия на природу имеются виды, не входящие в систему сообществ (ценофобы в смысле Разумовского, 1999), например, многочисленные адвентивные виды, которые могут быть представлены отдельными экземплярами, не образуя, таким образом, популяций. (Следует отметить, что выделение ценофобных видов вызывает затруднения из-за нечёткости критериев того, насколько должна быть высока степень открытости группировки, чтобы провести границу между сообществом и его отсутствием.) Тем не менее, адвентики всех категорий, несомненно, входят в состав флоры, даже если они не играют значительной роли в растительном покрове и представлены единичными экземплярами. Некоторые авторы неотъемлемой частью флоры считают и

---

[1] Разумеется, ископаемые «флоры» в палеоботанике представляют собой совсем иное явление. Этот аспект находится за рамками данной статьи.

культивируемые виды. По мнению Н.Н. Цвелёва (2000), культивируемые виды вместе с адвентивными видами показывают степень синантропизации флоры, но мне представляется разумным не включать виды, встречающиеся только как культивируемые, в состав флоры, а приводить их в особых списках или, во всяком случае, не учитывать при статистическом обзоре флоры.

Особое представление о флоре как совокупности местных географических популяций было высказано Б.А. Юрцевым и поддержано многими флористами (Юрцев, 1982, 1987, 1994; Шеляг-Сосонко, Дидух, 1987; Юрцев, Камелин, 1987, 1991). Не ставя перед собой задачу критиковать такой подход (это сделано Ю.И. Черновым (1984) и В.Н. Тихомировым (Флора Липецкой области, 1996)), отмечу, что на современном уровне изученности многих территорий его применение весьма затруднительно. Справедливости ради следует отметить, что для флоры небольших площадей реализация этого представления вполне возможна, но очевидно, что при таком подходе мы получаем качественную характеристику растительного покрова (ответ на вопрос «как»). Поэтому в данном случае лучше не применять термин «флора», а заменить его понятием «растительное население», предложенным Б.А. Юрцевым (1982). При этом следует признать, что «растительное население» по своей сути ближе к «растительности», а посему относится к предмету изучения не флористики, а скорее фитоценологии.

## О структуре флоры (общие параметры)

Флора как генеральная совокупность может быть разделена на парциальные множества на основании какого-то одного или нескольких параметров. Применяя подход Н.А. Заренкова (2001), можно сказать, что виды растений, составляющие флору, – это отражение биологического разнообразия, а их группировка по разным отношениям – это проявление биологического многообразия. Такое многообразие может быть выражено по следующим отношениям: сходство в признаках [таксономических] (таксономическая структура), сосуществование (ценотическая и экологическая структура), совместность обитания (географическая структура), корреляция строения (биоморфологическая структура), сродство (генетическая структура), временная корреляция (хронологическая структура).

Распределение видов по надвидовым таксонам (родам, семействам и т.д.) показывает нам таксономическую структуру флоры. Разделение же по всем остальным отношениям (типологическим признакам) даёт ту или иную типологическую структуру (географическую, генетическую, биоморфологическую и т.д.) (Юрцев, Камелин, 1991). Как таксономическая структура, так и любая из типологических структур флоры может быть разделена на элементы флоры. Структура флоры, таким образом, является способом упорядочения элементов по их свойствам (Дидух, 1994). Само понятие «элемент флоры» («pflanzengeographisches Element»), введённое в ботаническую географию Christ (1879), можно рассматривать с различных точек зрения. В связи с этим многие фитогеографы проводили дифференциацию элементов флоры по разным категориям. Так, Hayek (1926) различал генетический (объединяет виды, имеющие общую родину), географический (объединяет группу видов с одинаковым общим современным распространением) и исторический элементы, причём последний он трактует двояко: 1) как группу растений, выделенную по времени иммиграции, и 2) как группу, выделенную по времени происхождения. К этим трём

элементам Walter (1927) добавляет четвёртый – миграционный элемент, объединяющий виды, пришедшие в данную флору одинаковыми путями. Reichert (1921), отказываясь от дифференциации понятия «элемент флоры», настаивает на необходимости сохранить название «элемент» только в генетическом смысле, для обозначения же чисто географических составных частей флор употреблять термин компонент, а для миграционных – мигрант. В этой системе расширено толкование элемента (в смысле общего времени происхождения (исторический) и в смысле общего места происхождения (локативный)) и мигранта (в смысле общего времени проникновения (исторический) и в смысле общих путей миграции (локативный)). У большинства фитогеографов система Reichert не встретила поддержки.

Согласно Braun-Blanquet (1919, цит. по Клеопову, 1990), у Christ (1879) первоначально выражение «элемент» носило чисто географический смысл, в каковом его и надлежит употреблять в дальнейшем. Эта позиция по отношению к трактовке элемента нашла многочисленных сторонников. Wangerin (1932) предложил заменить термин «элемент» (в географическом смысле) новым нейтральным термином «тип ареала», по его мнению, менее косным и потому пригодным для более тонкого расчленения. Meusel, Jäger & Weinert (1965) пишут, что под элементом флоры они понимают область распространения вида, относящуюся к какому-то ботанико-географическому выделу (царству, провинции или в отдельных случаях району). Таким образом, в их трактовке элемент флоры, как и у Wangerin (1932), соответствует типу ареала.

А.А. Гроссгейм (1936) при анализе флоры Кавказа также, вслед за Wangerin (1932), проводит деление флоры по типам ареала, объединённым в иерархическую систему по семи крупным подразделениям (от подгрупп ареалов до типов ареалов). Это деление, по словам автора, проведено на географическо-зональной основе, в то же время основные типы ареалов получают и экологическую характеристику, а также являются генетическими. Однако универсальность такой «системы ареалов» декларативна. Невыдержанность системы хорошо заметна на примере бореального типа ареала, включающего арктическую, атлантическую, европейскую широколиственную, евразийскую таёжную и евразийскую болотную флоры, которые все вместе должны характеризовать, по идее автора, и экологическую сущность этого типа ареала, и его происхождение. Несостоятельность генетической стороны системы проявляется и в том, что виды, имеющие общее происхождение, попадают в разные типы ареалов, например, широколиственные третичные виды отнесены и к бореальному, и к древнему (третичному) лесному типам.

Ю.Д. Клеопов в рукописи докторской диссертации 1941 года, опубликованной недавно в виде книги (Клеопов, 1990), отмечает, что наиболее целесообразно придать термину «элемент флоры» нейтральное значение, понимая под этим составную часть определённой флоры, выделяемую с разных точек зрения. Полученные категории элементов следует пояснять соответствующим прилагательным, при этом возможно объединение двух частей названия путём образования сокращённых приставок.

Подытоживая предложенные различными авторами категории элементов, внося некоторые изменения и дополнения, он предлагает следующую схему элементов флоры.

1. Геоэлемент – объединяет виды со сходными ареалами:
   а) макрогеоэлемент – учитываются виды в широком смысле;
   б) микрогеоэлемент – учитываются виды в понимании В.Л. Комарова (1940).

2. Геноэлемент:

а) палеогеноэлемент – объединяет более древние виды, обычно это виды в широком смысле, имеющие общую родину;

б) неогеноэлемент – объединяет более молодые виды, виды в узком смысле, часто неоэндемики.

3. Хроноэлемент:

а) генохроноэлемент – объединяет виды в смысле одновременности происхождения;

б) мигрохроноэлемент – объединяет виды в смысле одновременности иммиграции в определённый район.

4. Мигроэлемент – объединяет виды-мигранты общего географического происхождения.

5. Ценоэлемент – объединяет виды, более или менее тесно связанные с определённой растительной ассоциацией или формацией.

В этой системе элементов флоры наблюдается некоторое перекрывание понятий, например геноэлемента и хроноэлемента. Деление геоэлементов на макро- и микрогеоэлементы, основанное на представлении о существовании «крупных» и «мелких» видов, нецелесообразно.

М.Г. Попов (1949) при выделении элементов флоры исходит из трёх принципов: 1 – центр видового разнообразия, 2 – размер ареала, 3 – фитоценотическая природа вида. Таким образом, выделенные элементы одновременно отражают и современный ареал, и географическое происхождение видов, то есть они являются и географическими, и генетическими, об этом говорят названия выделенных элементов, например «среднеевропейский альпигенный».

Р.И. Гагнидзе с соавторами (Гагнидзе, 1974; Гагнидзе, Иванишвили, 1975; Гагнидзе, Шетекаури, 1994) подходят к выделению элементов флоры как к собирательному понятию, включающему в себя географические (хорологические), флорогенетические, экологические и другие группы видов. Кроме того, ими выделены зональный, зонально-широтный, высотный, высотно-поясный и долготный элементы. Эти элементы флоры не упорядочены авторами в систему, поэтому их трудно соотносить друг с другом.

Мне представляется, что элемент флоры, вслед за Ю.Д. Клеоповым (1990), следует понимать нейтрально, как любую составную часть флоры, выделенную по каким-то признакам. При этом следует признать, что из-за слишком большого размаха критериев выделения элементов флоры создание их объединённой (синтетической) системы вряд ли возможно. Это можно видеть в работах Б.А. Юрцева и Р.В. Камелина (1987, 1991). Однако можно представить модель флоры, в которой на основании различных признаков выделены элементы, составляющие определённую структуру, эти структуры будут комплементарны. Такую комплементарную модель возможно представить графически (Зернов, 2006).

Далеко не все категории системы элементов флоры одинаково доступны для изучения. Разделение по современным отношениям, доступным непосредственному наблюдению, проще, чем по историческим, базирующимся преимущественно на анализе и синтезе косвенных по отношению к истории флор данных. Так, сравнительно легко разделить флору на элементы по таксономическим и современным ти-

пологическим признакам. При этом географический элемент, по мнению Walter (1927), является единственным надёжным основанием для деления всей флоры.

### О географической структуре флоры

Географическая структура флоры представлена географическими элементами (геоэлементами). Под последними подразумевают группы видов, имеющие сходные в общих чертах ареалы. При выделении геоэлементов возможны несколько подходов (Юрцев, Камелин, 1991). Во-первых, ареалы видов можно характеризовать относительно территории изучаемой флоры (релятивные геоэлементы). Например, северный, южный, западный, восточный. При таком подходе, естественно, одни и те же виды в разных флорах будут относиться к разным элементам. Скажем, для флоры Мурманской области *Picea abies* (L.) Karst. будет южным геоэлементом, а во флоре Московской области – северным (Толмачёв, 1974). Во-вторых, по положению ареалов в системе широтно-долготно-высотного районирования (координатные геоэлементы). В-третьих, при выделении геоэлементов можно учитывать весь ареал или его центральную (в экологическом смысле), наиболее существенную часть, оставив в стороне периферические участки, где вид становится более редким и нетипичным (Шафер, 1956; Вальтер, 1982; Клеопов, 1990). Однако здесь не следует применять слишком дробный подход, иначе геоэлементы потеряют смысл, и в итоге можно дойти до того, что геоэлементов окажется столько, сколько видов во флоре (ведь ареал каждого вида уникален!).

В относительно недавней работе, посвящённой геоэлементам флоры Кавказа (Портениер, 2000а, 2000б), высказана мысль, что при выделении географических элементов «наиболее приемлем подход, базирующийся на концепции фитохорионов, на принципе соответствия распространения видов выделам ботанико-географического (флористического) районирования». По мнению Н.Н. Портениера (цит. соч.), при отнесении вида к тому или иному географическому элементу необходимо выяснить, к флоре какого фитохориона – по-другому, к какой региональной естественной флоре – принадлежит вид (хориономические географические элементы Б.А. Юрцева и Р.В. Камелина (1991)). Однако очевидно, что в практической работе флористы редко имеют дело с флорами фитохорионов, напротив, чаще изучают флоры любого произвольного контура, определённого административными или физико-географическими границами. Это совершенно естественно, ведь флористическое районирование разные авторы проводят по разным принципам. Общим является лишь понимание фитохориона как территории, отличающейся от других такого рода территорий своеобразием флоры (Вальтер, Алёхин, 1936; Камышев, 1961; Толмачёв, 1962, 1974; Тахтаджян, 1978; Разумовский, 1999). Независимо от того, какой метод использовать, разделение суши в конечном счёте производят на основании особенностей распространения растений, и если стоять на позициях Н.Н. Портениера (2000а), то мы оказываемся в логической ловушке: фитохории выделяем по особенностям распространения видов, а геоэлементы (особенности распространения) выделяем по принадлежности к фитохориям. Нельзя признать удачным такой подход и по другой причине, которую, очевидно, осознавал и сам Н.Н. Портениер (2000а, с. 82): «Если вид довольно обычен в одной провинции.., в другой тоже относительно широко распространён.., распространение вида приурочено к местообитаниям, о которых трудно сказать, для какой из провинций они более характерны.., в подобных случаях часто приходится

довольно формально (на самом деле произвольно! – *А.З.*) относить виды к связующим». Наиболее разумно всё же выделять географические элементы без привязки к фитохориям (Вальтер, 1982; Клеопов, 1990).

Отдельными географическими элементами являются эндемы и адвентики. В силу неоднозначности трактовки этих понятий следует оговорить их объём.

С понятием эндем (эндемик) или эндемичный элемент (имеются в виду только эндемичные виды), казалось бы, особых затруднений не возникает. Эту категорию образуют таксоны, распространённые только на территории изучаемой флоры и не выходящие за её границы. Тем самым эндемичные таксоны составляют специфическую часть флоры и служат абсолютным её отличием от всех других флор.

Существует мнение (Камелин, 1973), что эндемами лучше называть лишь виды, возникшие в составе данной флоры, отличая от них виды, имеющие ареалы, ограниченные территорией данной флоры, но происходящие из иных, более древних флор, и виды-мигранты разного времени в данную флору, ареалы которых в результате сокращения сохранились лишь в данной флоре. Вряд ли это обоснованно в случае рассмотрения эндемов как одного из геоэлементов. Такой подход к анализу эндемизма разумно применять при рассмотрении генезиса флоры, но здесь возникают трудности при определении эндемов-мигрантов и возникают различного рода допущения.

Среди эндемичных видов могут быть как узкоареальные, так и широко распространённые. Соответственно характер распространения эндемов в пределах флоры может быть различным. При выделении эндемов флор небольших территорий такой проблемы не возникает. Однако при изучении флор крупных регионов для эндемов необходимо уточнение характера их распространения и разделение на несколько географических элементов (очевидно, если мы рассматриваем, например, флору Кавказа, то в её составе будут эндемы с разными ареалами).

Нередко при характеристике эндемизма флоры используют понятия региональный эндем и субэндем. К региональным эндемам относят виды, занимающие крупные географически обособленные территории либо флористические округа или провинции. Для обозначения таксонов, обитающих на сопредельных территориях (соседних хребтах, склонах одного и того же хребта и т.д.) применяют понятие субэндем или полуэндем (Тахтаджян, 1978). Этот термин зачастую оказывается излишним, так как дублирует понятие «региональный эндем», но применение категории «субэндем» полезно, когда таксоны встречаются за пределами изучаемой флоры на небольшой территории или точечно. Вообще-то региональные эндемы лучше рассматривать в составе прочих геоэлементов, отделяя от локальных эндемов. В противном случае мы получим завышенное представление об уровне эндемизма флоры. Содержание понятий «эндем» и «региональный эндем» при анализе флоры диаметрально противоположно: первые демонстрируют специфичность флоры, вторые – родство с соседними флорами.

Если говорить о классификации эндемов, то необходимо отметить существование нескольких критериев (но здесь надо помнить, что проводя классификацию по любому из признаков, кроме характера распространения, мы выходим за рамки географической структуры флоры). Чаще всего используют время происхождения, систематическое положение таксонов, пути происхождения и родственные связи и т.п. Иногда наблюдается смешение разных подходов (Alphand, 1994). Наиболее часто

используемое деление эндемов основано на времени их происхождения. Самая распространённая у нас классификация предполагает выделение палеоэндемов и неоэндемов (Вульф, 1933; Толмачёв, 1974). К палеоэндемам относят виды, имеющие, вероятно, третичный возраст (косвенным доказательством их древности служит систематическая обособленность и значительная географическая изолированность от ближайших таксонов). Неоэндемы – молодые таксоны посттретичного возраста (Braun-Blanquet, 1923). Более дробное деление эндемов на меловые, ранне-, средне-, позднетретичные, плейстоценовые и миоценовые (Ахундов, 1973) может быть недостоверно.

Оригинальна так называемая биогеографическая классификация Favarger & Contandriopoulus (1961). Авторы выделяют 4 класса эндемичных таксонов.

1. Палеоэндемы – изолированные, вероятно древние, находящиеся в процессе угасания виды, представляющие монотипные секции, роды и т.д. Это обычно диплоиды, но могут быть палеополиплоидами в случае «особой древности группы, дожившей до конца своей цитологической эволюции» (Favarger, 1964, 1972).

2. Схизоэндемы – таксоны, образующиеся в результате медленной и прогрессивной дифференциации более древнего материнского таксона в различных частях его ареала. Образуются синхронно, имеют одинаковые хромосомные числа, могут быть как викарирующими видами, так и подвидами.

3. Патроэндемы – таксоны, являющиеся исходными для обитающих на соседних территориях видов. Это более древние диплоиды или, во всяком случае, виды с меньшей плоидностью, чем производные от них полиплоидные виды.

4. Апоэндемы – таксоны, образующиеся в результате полиплоидизации из более широко распространённых в соседних областях диплоидных видов.

На первый взгляд, эта классификация выглядит очень привлекательно, так как позволяет выявить различный характер эндемичных таксонов, разобраться в факторах и причинах эндемизма, а также судить о процессах флорогенеза. Появление схизоэндемов определяется изоляцией территории, апоэндемов – миграционными процессами. Но эта система эндемов по сути не является классификацией, разные категории здесь выделены по разным критериям. Так, палеоэндемы выделены на основании древности и систематической изолированности, а схизо-, патро- и апоэндемы – по способу видообразования.

Подходы к выделению адвентивного элемента флоры могут быть также различны. При широком понимании в адвентивный элемент включают как антропохорные виды, так и виды, мигрировавшие на данную территорию с помощью естественных средств к расселению, без участия человека. Порой в состав адвентивной флоры включают все ценофобные виды, встречающиеся только в агроценозах и на вторичных местообитаниях. В узком понимании адвентивный элемент объединяет только заносные антропохорные виды и одичавшие интродуценты, этот подход мне представляется более конструктивным (Зернов, 2003).

Помимо адвентивного элемента, во флоре часто выделяют синантропный элемент. Как и многие другие понятия флористики, термин «синантропный элемент флоры» неоднозначен и имеет несколько трактовок. Понятно, что синантропными следует именовать виды, сопутствующие человеку (это очевидно из русского перевода). Вопрос состоит в том, следует ли включать сюда аборигенные и интродуцированные виды или ограничиться только ксенофитами. На мой взгляд, аборигенные

виды, появляющиеся на обрабатываемых человеком землях, несомненно, входят в состав синантропной флоры. Интродуценты же включать в синантропную флору следует лишь в том случае, если они встречаются вне мест культивирования. Таким образом, синантропный элемент флоры можно определить как совокупность видов растений, сопутствующих человеку, то есть расселяемых им случайно, преднамеренно (и при этом дичающих) или самостоятельно заселяющих обрабатываемые земли либо антропогенно изменённые территории (Зернов, Соколов, 2003).

## О флорогенетической структуре флоры и флорогенетике

Основной целью ботанико-географического анализа является познание истории возникновения и развития флоры определённой страны. В этом отношении большое значение имеет сродство (флорогенетическая структура флоры).

Флорогенетическая структура флоры (это исторически устоявшееся понятие в силу иного современного широко распространённого определения понятия «генетический» следовало бы заменить на иное, например «генезисная структура флоры») представлена флорогенетическими элементами (генетическими элементами по А.И. Толмачёву (1974)), которые можно определить как группы видов, имеющих общее в географическом смысле происхождение. Традиционно геноэлементы разделяют на две категории – аллохтонные и автохтонные, но зачастую отнесение того или иного вида к одной из этих категорий весьма проблематично. Поэтому выделение этих понятий носит сугубо теоретический характер и на практике трудно применимо. М.Г. Попов (1963) при рассмотрении истории развития флоры использовал понятие «флористический комплекс», которое определял как совокупность видов, родов и семейств, возникших одновременно, в определённых экологических условиях и в дальнейшем имевших одинаковую судьбу. Говоря о флорогенетических элементах, нельзя не упомянуть о флорогенетике как таковой. М.Г. Попов (1963) определял флорогенетику как часть исторической ботанической географии, которая изучает историю флор земного шара, их зарождение (генезис), миграции и трансформации в связи с геологическими процессами, происходившими на Земле. Она (флорогенетика) опирается на изучение современных живых видов, родов, семейств, на их систематические и географические отношения. При этом объектами флорогенетики являются флоры и флористические комплексы. Флористический комплекс не является синонимом естественной флоры хотя бы потому, что в составе естественной флоры может быть несколько флористических комплексов.

Теоретическое развитие идей М.Г. Попова продолжил Р.В. Камелин (1969, 1973, 1987). Флорогенетику он определял как науку о составе и генезисе естественных флор в связи с эволюцией слагающих эти флоры растений в конкретных геоисторических условиях. Под естественной флорой он понимает совокупность видов растений той или иной части земного шара, которая ограничена в соответствии со схемами природного районирования (о сомнительной естественности районирования сказано выше). Соотношение флорогенетики с другими науками у Р.В. Камелина двойственно. С одной стороны, он пишет: «флорогенетика вынужденно относится к систематике растений, ибо она пользуется преимущественно её данными» (Камелин, 1969: 894). Принадлежность флорогенетики к филогенетической систематике объясняется и тем, что конечная цель обеих наук едина – познание реальной эволюции растений. Однако наличие единой глобальной цели не есть доказательство единства

наук, направленных на её достижение (морфология растений и анатомия растений, например, имеют конечной целью изучение строения растений, но, тем не менее, являются самостоятельными науками, каждая со своими методами исследования, несмотря на то, что анатомию часто называют внутренней морфологией). С другой стороны, Р.В. Камелин признаёт, что флорогенетика как любая самостоятельная наука имеет свой специфический метод познания изучаемых объектов, суть которого заключается в наложении предполагаемого хода эволюции рас, входящих в данную флору, на предполагаемый ход изменений природных условий, причём наложение это происходит со взаимной проверкой фактов. В последующем (Камелин, 1973) он уже однозначно признаёт флорогенетику отдельной от систематики «синтезирующей и анализирующей на основе гипотез (гипотетико-дедуктивной)» наукой. Мнение Lam (1938, цит. по Камелину, 1969), поддержанное Р.В. Камелиным (1969), что флористика есть статистическая сторона исторической биогеографии (флорогенетики в смысле Камелина), не бесспорно. На мой взгляд, это далеко не так. Флорогенетику можно рассматривать как самостоятельную синтетическую биолого-географическую науку, объединяющую данные нескольких биологических и географических наук, занимающуюся изучением развития флор, но и при таком подходе флористика сохраняет самостоятельное значение как наука о видовом составе территорий. Познание флоры осуществляется не только для того, чтобы в конечном итоге выяснить её историю и эволюцию видов, оно имеет и другие задачи, в том числе и прикладные (например, ресурсоведение, проведение природоохранных мероприятий). Здесь уместно вспомнить высказывание К.Ф. Хмелёва (Хмелёв, Кунаева, 1999) о том, что воронежские ботаники (можно добавить – не только воронежские) больше интересовались историей флоры, чем самой флорой. И это надо помнить, дабы не путать, что первично при изучении: сама флора или история её развития. Поэтому мне представляется правильным считать, что флорогенетика – один из возможных способов изучения флоры, а флорогенетическая структура – взгляд на флору с точки зрения её происхождения.

В системе флорогенетических элементов особое место занимают реликты. Пожалуй, ни один из терминов географии растений не имел столько разночтений. Подробный анализ эволюции «реликтовых» взглядов изложен А.Г. Еленевским и В.И. Радыгиной (2002). Вслед за этими авторами под реликтом я понимаю вид – остаток от флор прежних геологических эпох, находящийся в настоящее время на данной территории в состоянии биологического регресса, что выражается в сокращении численности, редукции ареала и сниженной репродукции. Однако надо помнить, что вид, являющийся реликтом на территории одной флоры, в другой – не обязательно реликт, там он может и процветать. Вероятно, в качестве подобного примера можно привести *Oxycoccus palustris* Pers. в Курской области, где клюква явно находится «не на месте» и представляет собой остаток от ледниковых флор, но никому и в голову не придёт отнести этот вид к реликтам на территории Московской и более северных областей. Однако следует иметь в виду, что признаки реликтовости и нереликтовости вида могут сочетаться различным образом, может быть целый ряд промежуточных ситуаций.

Говоря о генетической структуре флоры и отдельных флорогенетических элементах, нужно помнить, что родина вида только в очень редких случаях документи-

рована палеоботаническими данными. Поэтому обычно приходится обращаться к тщательному анализу родственных отношений в избранных систематических группах, выяснять возможные центры их возникновения в связи с геологической историей соответствующих стран. По выражению Я.П. Дидуха (1994), флорогенез – это функция трёх неизвестных, каждое из которых выявляется на основании: 1) ископаемых палеоботанических материалов; 2) филогении таксонов; 3) данных об историческом изменении экологических факторов. Правда, одни и те же факты возможно трактовать по-разному. Так, например, Г.Э. Гроссет (1962) и Р.В. Камелин (1998) приходят к противоположным выводам о возможности существования третичных реликтов во флоре Алтая. Порой, в кулуарах, приходится слышать, что флорогенетический анализ – это сказка, и её правдоподобность зависит от красноречия и фантазии рассказчика. С этим можно поспорить, поскольку анализ всё же опирается на факты, пусть зачастую и косвенные. Это очень кропотливая работа, поэтому в существующих анализах флоры флорогенетический анализ встречается нечасто (Попов, 1949; Еленевский, 1965; Камелин, 1973, 1990, 1998; Радыгина, 2001; Пешкова, 2001; Зернов, 2002 и др.).

## Заключение

Подводя итог сказанному, можно сделать следующие выводы:

1) флора – множество видов в контуре, очерченном на любых основаниях;

2) элемент флоры – группа видов, выделенная по какому-то отношению (признаку или группе признаков);

3) элементы флоры одного отношения объединяются в соответствующую структуру флоры, структуры разных отношений комплементарны друг другу;

4) флорогенетика – часть флористики, флорогенетическая структура – способ обобщения данных по генезису флоры.

## Благодарности

Выражаю искреннюю благодарность А.Г. Еленевскому (†), В.С. Новикову, М.Г. Пименову и А.К. Тимонину за обсуждение текста статьи и многочисленные ценные советы.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ 11-04-01215-а.

## Список литературы

*Ахундов Г.Ф.* 1973. Эндемы флоры Азербайджана. – Автореф. дис. … докт. биол. наук. – Баку. 44 с.

*Вальтер Г.* 1982. Общая геоботаника. – М: Мир. 264 с.

*Вальтер Г., Алёхин В.В.* 1936. Основы ботанической географии. – М.; Л.: Биомедгиз. 716 с.

*Вульф Е.В.* 1933. Введение в историческую географию растений. Изд. 2-е. – Л.: Сельхозгиз. 414 с.

*Гагнидзе Р.И.* 1974. Ботанико-географический анализ флороценотического комплекса субальпийского высокотравья Кавказа. – Тбилиси: Мецниереба. 226 с.

*Гагнидзе Р.И., Иванишвили М.А.* 1975. Об элементе флоры и некоторых принципах классификации ареалов // Изв. АН ГрССР. Сер. биол. Т. 1. № 3. С. 201–209.

*Гагнидзе Р.И., Шетекаури Ш.К.* 1994. Система категорий элементов и географическая структура эндемичной высокогорной флоры южного макросклона Центрального

Кавказа // Актуальн. проблемы сравнит. изуч. флор: Мат. III рабоч. совещ. по сравнит. флористике. Кунгур, 1988. – СПб.: Наука. С. 153–169.

*Гроссгейм А.А.* 1936. Анализ флоры Кавказа // Тр. Бот. ин-та Азерб. фил. АН СССР. Т. 1. С. 1–258.

*Гроссет Г.Э.* 1962. Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов Русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 67. № 3. С. 94–109.

*Дидух Я.П.* 1994. Проблемы анализа эволюционной структуры региональной флоры (на примере Горного Крыма) // Актуальн. проблемы сравнит. изуч. флор: Мат. III рабоч. совещ. по сравнит. флористике. Кунгур, 1988. – СПб.: Наука. С. 132–147.

*Еленевский А.Г.* 1965. Флора Зангезура и некоторые вопросы истории флоры Закавказья. – Дис. ... канд. биол. наук. – М. 870 с.

*Еленевский А.Г., Радыгина В.И.* 2002. О понятии «реликт» и реликтомании в географии растений // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 107. № 3. С. 39–49.

*Заренков Н.А.* 2001. Опыт построения семиотической теории жизни и биологии // Отв. ред. О.Э. Баксанский. Методология биологии: новые идеи (синергетика, семиотика, коэволюция). – М.: Эдиториал УРСС. С. 190–209.

*Зернов А.С.* 2002. Опыт анализа колхидского флористического комплекса в Северо-Западном Закавказье // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 107. № 3. С. 50–57.

*Зернов А.С.* 2003. Об адвентивной флоре Северо-Западного Кавказа // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Мат. научн. конф. / Под ред. В.С. Новикова и А.В. Щербакова. – М.; Тула: Гриф и К. С. 44–45.

*Зернов А.С.* 2006. Флора Северо-Западного Кавказа. – М.: Т-во научных изданий КМК. 664 с.

*Зернов А.С., Соколов И.В.* 2003. О синантропной флоре филиала Ботанического сада МГУ «Аптекарский огород» // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Мат. научн. конф. / Под ред. В.С. Новикова и А.В. Щербакова. – М.; Тула: Гриф и К. С. 46–47.

*Исаченко А.Г.* 1965. Основы ландшафтоведения и физико-географическое районирование. – М.: Высш. школа. 327 с.

*Камелин Р.В.* 1969. О некоторых основных проблемах флорогенетики // Бот. журн. Т. 54. № 6. С. 892–901.

*Камелин Р.В.* 1973. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. – Л.: Наука. 356 с.

*Камелин Р.В.* 1987. Процесс эволюции растений в природе и некоторые проблемы флористики // Теоретич. и методич. проблемы сравнит. флористики: Мат. II рабоч. совещ. по сравнит. флористике. Неринга, 1983. – Л.: Наука. С. 36–42.

*Камелин Р.В.* 1990. Флора Сырдарьинского Каратау: Материалы к флористическому районированию Средней Азии. – Л.: Наука. 146 с.

*Камелин Р.В.* 1998. Материалы по истории флоры Азии (Алтайская горная страна). – Барнаул: Изд-во Алт. гос. ун-та. 240 с.

*Камышев Н.С.* 1961. Основы географии растений. – Воронеж: Воронеж. гос. ун-т. 191 с.

*Клеопов Ю.Д.* 1990. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. – Киев: Наук. думка. 352 с.

*Комаров В.Л.* 1940. Учение о виде у растений: Страница из истории биологии. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. 212 с.

*Огуреева Г.Н.* 1991. Ботанико-географическое районирование СССР. – М.: Изд-во Моск. ун-та. 80 с.

*Пешкова Г. А.* 2001. Флорогенетический анализ степной флоры гор Южной Сибири. – Новосибирск: Наука. 192 с.

*Попов М.Г.* 1949. Очерк растительности и флоры Карпат. – М.: МОИП. 302 с.

*Попов М.Г.* 1963. Основы флорогенетики. – М.: Изд-во АН СССР. 134 с.

*Портениер Н.Н.* 2000а. Методические вопросы выделения географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 85. № 6. С. 76–84.

*Портениер Н.Н.* 2000б. Система географических элементов флоры Кавказа // Бот. журн. Т. 85. № 9. С. 26–33.

*Радыгина В.И.* 2001. Флорогенетический анализ как основной метод выявления элементов флоры (на примере кальцефитов среднерусской степи) // Флористические исследования в Центральной России на рубеже веков. Мат. научн. совещ. (Рязань, 29–31 янв. 2001 г.). – М. С. 117–118.

*Разумовский С.М.* 1999. Избранные труды. – М.: КМК. 560 с.

*Тахтаджян А.Л.* 1978. Флористические области Земли. – М.: Наука. 248 с.

*Толмачёв А.И.* 1962. Основы учения об ареалах (введение в хорологию растений). – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 100 с.

*Толмачёв А.И.* 1974. Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 244 с.

Флора Липецкой области. / Александрова К.И., Казакова М.В., Новиков В.С., Ржевуская Н.А., Тихомиров В.Н. 1996. – М.: Аргус. 374 с.

*Хмелёв К.Ф., Кунаева Т.И.* 1999. Растительный покров меловых обнажений бассейна Среднего Дона. – Воронеж. 215 с.

*Цвелёв Н.Н.* 2000. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). – СПб.: СПХФА. 781 с.

*Чернов Ю.И.* 1984. Флора и фауна, растительность и животное население // Журн. общ. биол. Т. 45. № 6. С. 732–748.

*Шафер В.* 1956. Основы общей географии растений. – М.: ИЛ. 380 с.

*Шеляг-Сосонко Ю.Р., Дидух Я.П.* 1987. Системный подход к изучению флоры // Теоретич. и методич. проблемы сравнит. флористики: Мат. II рабоч. совещ. по сравнит. флористике. Неринга, 1983. – Л.: Наука. С. 30–36.

*Юрцев Б.А.* 1982. Флора как природная система // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 87. № 4. С. 3–22.

*Юрцев Б.А.* 1987. Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению // Теоретич. и методич. проблемы сравнит. флористики: Мат. II рабоч. совещ. по сравнит. флористике. Неринга, 1983. – Л.: Наука. С. 13–28.

*Юрцев Б.А.* 1994. О некоторых дискуссионных вопросах сравнительной флористики // Актуальн. проблемы сравнит. изуч. флор: Мат. III рабоч. совещ. по сравнит. флористике. Кунгур, 1988. – СПб. С. 15–33.

*Юрцев Б.А., Камелин Р.В.* 1987. Очерк системы основных понятий флористики // Теоретич. и методич. проблемы сравнит. флористики: Мат. II рабоч. совещ. по сравнит. флористике. Неринга, 1983. – Л.: Наука. С. 242–266.

*Юрцев Б.А., Камелин Р.В.* 1991. Основные понятия и термины флористики: Учеб. пособие по спецкурсу. – Пермь: Изд-во Пермск. ун-та. 81 с.

*Alphand J.* 1994. Réflexions sur les endémiques des Alpes et leurs corrélations avec les massifs alentours // Monde Plant. Vol. 89. № 450. P. 18–20.

*Braun-Blanquet J.* 1923. L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France. – Paris; Zurich: L. Lhomme. 283 p.

*Christ H.* 1879. Das Pflanzenleben der Schweiz. – Zürich: F. Schulhess. 488 S.

*Favarger C.* 1964. Cytotaxonomic et endémisme // Compt. rend. Soc. Biogéogr. Vol. 41. P. 356–358.

*Favarger C.* 1972. Endemism in the mountain floras of Europe // Taxonomy, phytogeography and evolution. – London; NY.: Academic Press. P. 191–204.

*Favarger C., Contandriopoulus J.* 1961. Essai sur l'endémisme // Bull. Soc. Bot. Suisse. Vol. 71. P. 384–408.

*Hayek A*. 1926. Allgemeine Pflanzengeographie. – Berlin: Gebrüder Borntraeger. 409 S.

*Meusel H., Jäger E., Weinert E.* 1965. Vergleichende chorologie der zentraleuropäischen Flora. Text. – Jena: G. Fischer Verlag. 583 S.

*Reichert I.* 1921. Die Pilzflora Äegiptens // Engler's Bot. Jahrb. Bd. 56. S. 598–727.

*Walter H.* 1927. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschlands. – Jena: G. Fischer Verlag. 458 S.

*Wangerin W.* 1932. Florenelementen und Arealtypen; Beiträge zur Arealgeographie der deutschen Flora // Beihefte Bot. Centralbl. Bd. 49. Ergänzungsband. S. 515–566.

# СТРУКТУРА ПОБЕГОВ И РИТМ В ЖИЗНИ БОКОПЛОДНЫХ МХОВ

***М.В. Костина, Г.А. Сафронова***

Kostina M.V., Safronova G.A. SHOOT STRUCTURE AND RHYTHM IN THE LIFE OF PLEUROCARPOUS MOSSES. Quantum growth and branching have been revealed in mosses *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst. and *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., every stem growth quantum being 0,3–1,0 cm long. The growth quanta are intervened by rather long periods of time when the growth is very slow to almost absent despite of the optimal climatic conditions. Two to three cycles of growth quanta per a summer were revealed. In *Pleurozium schreberi*, annual growth of the shoot varies 1 to 4 cm in accordance to microclimatic condition and substrate. The period of time from the beginning of perichaetia development to the capsule maturity is 1,5 year in *Rhytidiadelphus triquetrus* and *Ptilium crista-castrensis*.

Последние два десятилетия в бриологии характеризуются тем, что мхи, несмотря на их обособленное положение среди высших растений, начали изучать с позиции концепции архитектурных моделей, которая была разработана для тропических древесных растений (Hallé et al., 1978). Однако основные её принципы и подходы оказались универсальны и применимы к растениям других систематических групп, в том числе и мхов (Newton, 2006; Tangney, 2006). С этой позиции были рассмотрены особенности архитектоники верхоплодных и бокоплодных мхов и установлено наличие переходных форм между этими основными архитектурными моделями. Для многих бокоплодных мхов были изучены особенности строения первичных и вторичных модулей, направление их роста и взаимного расположения. La Farge-England (1996) рассмотрела специфику моноподиального и симподиального нарастания, ветвления и расположения перихециев у бокоплодных мхов.

Однако следует отметить, что ритмологический аспект развития мхов остался при этом практически неизученным. Выделение модулей, как правило, проводили на основе анализа уже сформировавшейся структуры, без учёта динамики её развития. До сих пор остаётся нерешённым вопрос о том, влияют ли на рост мхов только экзогенные факторы, или же им присущи эндогенные ритмы развития побегов, характерные для большинства сосудистых растений. Иными словами, неясно, происходит ли рост мхов при благоприятных внешних условиях постоянно, или периоды видимого роста сменяются периодами покоя. Для большинства бокоплодных мхов отсутствуют даже данные о том, с какой скоростью они нарастают и отмирают; для многих видов неизвестно, сколько времени проходит с момента заложения архегониев до момента созревания спорогониев, каким образом происходит восстановление архитектурной модели после различного рода повреждений. Не разработаны и вопросы, касающиеся динамики развития боковых побегов относительно главного (силлепсис, пролепсис).

На значение ритмологических исследований в биоморфологии особое внимание обращал И.Г. Серебряков (1948, 1949. 1966), связавший изучение ритма с морфологическим анализом растений. В развитии этого направления много сделали и другие отечественные учёные (Грудзинская, 1960; Шафранова, Гатцук, 1994; Михалевская, 2002). Цель данного исследования состояла в изучении динамики нарастания и

ветвления некоторых бокоплодных мхов лесной подстилки и выявлении закономерностей их структурной организации с позиций структурно-биологического подхода, разработанного И.Г. Серебряковым и его последователями.

## Материал и методика

Наблюдения проводили:

- В Калужской области в ельнике в 2009 г. в июне и в 2010 г. в июне–июле;
- В Московской области (Щёлковский район) в сосново-еловом лесу в 2010 г. в апреле–сентябре, в 2011 г. в сосново-еловом лесу и в ельнике в мае–октябре;
- В Московской области (Одинцовский район, окрестности Биостанции Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова) в ельнике в мае–октябре 2011 г.

Объектами исследования были виды лесной подстилки – *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Rhytidiadelphus triquetrus* (Hedw.) Warnst., *R. squarrosus* (Hedw.) Warnst., *R. subpinnatus* (Lindb.) T.J. Kop., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Thuidium assimile* (Mitt.) A. Jaeger, *Cirriphyllum piliferum* (Hedw.) Grout.

Чтобы определить динамику приростов мхов их побеги обвязывали на расстоянии 0,5 см от верхушки побега разноцветными пластиковыми ленточками, применяемыми при оформлении цветочных букетов, которые разделяли на тонкие длинные полоски. Преимущество ленточек по сравнению с нитками заключается в том, что они не перегнивают в течение 2–3 сезонов, сохраняя при этом яркую окраску, что позволяет легко находить отмеченные побеги. Кроме того, маркировку мхов проводили лаком на расстоянии 0,3 см от верхушки побега. Этот способ маркировки менее трудоёмок, но такие метки держатся на мхах два-три месяца, а затем начинают осыпаться. В каждой дерновинке маркировали по 10–15 побегов. Наблюдения в мае–июне 2011 г. проводили 2 раза в месяц, а с июля по октябрь – еженедельно.

## Результаты исследования и их обсуждение

### Основные особенности строения побегов бокоплодных мхов

Прежде чем приступить к изложению полученных результатов и их обсуждению, необходимо остановиться на некоторых особенностях строения побегов у бокоплодных мхов.

Для изученных нами видов характерны побеги двух типов. Побеги первого типа, называемые в бриологии веточками (Игнатов, Игнатова, 2003) или модулями II порядка (Tangney, 2006), имеют, как правило, ограниченный рост и выполняют в основном функцию фотосинтеза. У *Ptilium crista-castrensis* веточки не ветвятся, у *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus* веточки I порядка иногда могут дать начало веточкам II порядка, у *Thuidium assimile* веточки II порядка образуются регулярно.

Побеги второго типа в бриологии называют «симподиальными» (Игнатов, Игнатова, 2003) или модулями I порядка (Tangney, 2006). На основе этих побегов формируются «скелетные» оси мхов. У одних видов бокоплодных мхов, как например, у *Climacium dendroides* F. Weber et D. Mohr, «скелетные» оси нарастают симподиально (Корчагин, 1960; Нотов, 2004, La Farge-England, 1999), а у изученных нами видов – *Pleurozium schreberi, Rhytidiadelphus triquetrus, Ptilium crista-castrensis* – побеги второго типа характеризуются недетерминированным моноподиальным нарастанием, и

«скелетные» оси этих видов представляют собой моноподии. Перевершинивание у них происходит нерегулярно, обычно при различного рода повреждениях верхушечной меристемы. Ряд видов, например, *Hylocomium splendens* Bruch et al., виды рода *Thuidium* могут нарастать как симподиально, так и моноподиально (La Farge-England, 1999).

Веточки I порядка, как уже отмечено выше, могут производить веточки II порядка ветвления. Последние могут формировать веточки III порядка, а реже, например у *Hylocomium splendens*, могут дать начало симподиальным побегам (Яковлев и др., 2001). Симподиальные побеги производят как веточки, так и себе подобные побеги. У бокоплодных мхов симподиальные побеги по мере отмирания и разложения базального участка материнского симподиального побега обособляются от него и становятся самостоятельными растениями (Корчагин, 1960).

**Динамика нарастания и ветвления**

Динамический аспект нарастания и ветвления был изучен *у Pleurozium schreberi, Rhytidiadelphus triquetrus, Ptilium crista-castrensis.*

***Нарастание***

Было установлено, что нарастание симподиальных побегов у этих видов может происходить скачкообразно, то есть в течение 4–5 дней мхи вырастают на 0,4–1,5 см, затем наступает длительный период покоя. Следует отметить, что во всех рассмотренных нами случаях мхи начинали расти после обильных дождей.

Скачкообразный характер роста мхов удалось обнаружить в разные годы. В 2009 г. в Калужской области после маркировки *Pleurozium schreberi* 3 июня установилась прохладная дождливая погода. Через 5 дней мхи подросли на 0,4–0,7 см, а дальше их рост прекратился, несмотря на то, что погодные условия оставались неизменными ещё в течение недели.

В 2010 г. наблюдения за *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus* в Калужской области проводили в течение 36 дней, в июне – июле. За весь этот период мхи росли только с 5 по 9 июля, и их прирост составил 0,5–0,8 см.

В том же году, который характеризовался аномально сухим и жарким летом, в Щёлковском районе у *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus*, растущих в сосново-еловом лесу на небольшом возвышении, мы наблюдали 2 цикла роста – в начале июня и в начале сентября. Однако установить, проходил ли рост скачкообразно или в течение одной – двух недель, не представилось возможным.

В 2011 г. в Московской области весна и лето характеризовались относительно малым количеством осадков. У *Pleurozium schreberi*, растущего в ельнике (Щёлковский район), было зарегистрировано 3 скачкообразных цикла роста (рис. 1). Первый из них пришёлся на середину июня, но, к сожалению, точные его сроки зафиксированы не были. Второй цикл видимого роста имел место с 18 по 22 августа, а третий – с 14 по 18 сентября. У *P. schreberi*, росшего в сосново-еловом лесу на небольшом возвышении, в течение 2011 г. выявлено всего 2 цикла роста: первый – в середине июля, второй – в самом конце августа. Следует отметить, что лето в 2011 г., хотя и не было таким жарким и сухим, как в 2010 г., однако температура воздуха была достаточно высокой, и мхи высыхали уже через день даже после продолжительного дождя.

У *Rhytidiadelphus triquetrus* в Щёлковском районе было отмечено два цикла видимого роста. Первый из них пришёлся на середину июня, второй, как и у *Pleurozium schreberi*, – на середину августа, после обильных дождей.

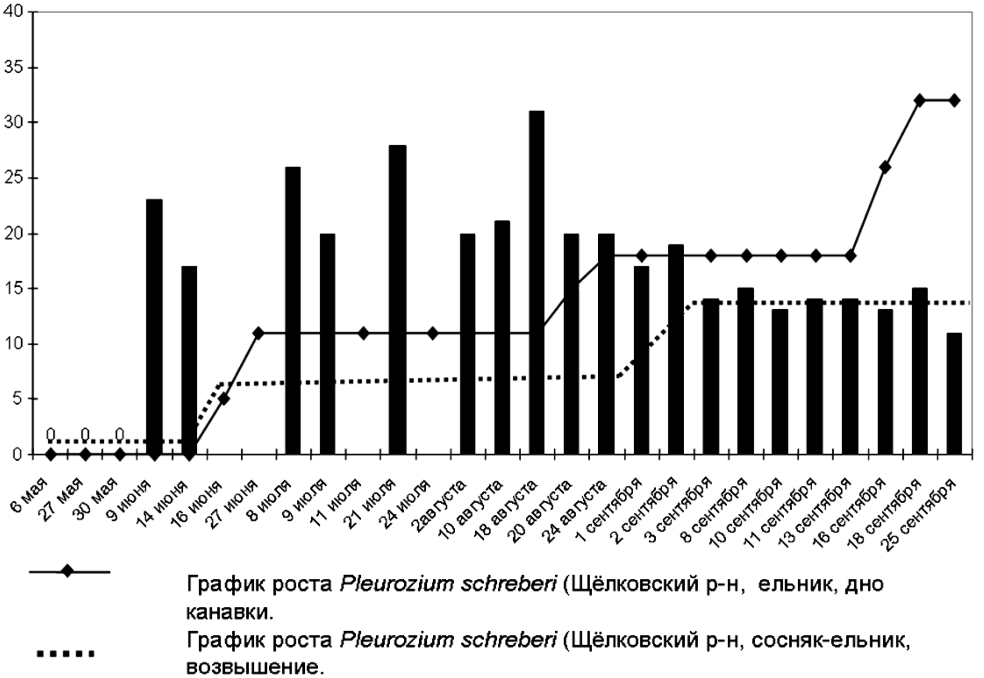



**Рис. 1.** График нарастания *Pleurozium schreberi* в 2011 г.

Столбцы соответствуют дождливым дням. Высота столбцов отражает дневную температуру по данным метеосводок. Деления вертикальной оси соответствуют миллиметрам для приростов и градусам Цельсия для температуры воздуха

В Одинцовском районе у *Pleurozium schreberi, Rhytidiadelphus triquetrus* и *Ptilium crista-castrensis* в напочвенном покрове примерно в те же сроки, что и в Щёлковском районе, также были зафиксированы два-три цикла видимого роста.

Если проанализировать все данные наблюдений за динамикой развития мхов за три года, то выясняется, что при благоприятных погодных условиях мхи могут расти и в июне, и в июле, и в августе, и даже в октябре. Хотя в 2010 и в 2011 годах в Щёлковском районе рост мхов в мае не наблюдали, возможность роста мхов в апреле-мае упомянута в работе А.А. Корчагина (1960). Периоды кратковременного нарастания у изученных нами видов мхов чередовались с длительными периодами покоя. Периодичность роста побегов проявлялась в полицикличности, для которой характерно неоднократное возобновление роста на протяжении вегетационного периода. Остановка роста у всех мхов в середине лета в 2010 и 2011 годах была связана с неблагоприятными погодными условиями. Однако месячный перерыв в развитии побегов в конце лета – начале осени у *Pleurozium schreberi* в ельнике (Щёлковский район), когда дожди выпадали регулярно, а также в Калужской области в начале 2009 г., обусловлен, по-видимому, внутренними причинами.

Наблюдения 2011 г. показали, что число видимых циклов роста, длина прироста, формирующегося за один цикл, и годичного прироста во многом определяются условиями произрастания. Так, как уже отмечено выше, в 2011 г. в Щёлковском районе у *Pleurozium schreberi* в ельнике на дне небольшого понижения было 3 цикла видимого роста, и длина каждого составляла от 0,8 до 1 см (годичный прирост – 2,5–3 см), а у

*P. schreberi*, произрастающего в сосново-еловом лесу на небольшом возвышении, – только два прироста длиной от 0,5 до 0,7 см (годичный прирост – 1–1,4 см), причём в сосново-еловом лесу мхи начали расти на неделю позже, чем в ельнике, и у них не было осеннего роста. Характер субстрата, на котором произрастает мох, также имеет большое значение. Так, наибольший годичный прирост (до 4,5 см) был отмечен у *Pleurozium schreberi* в Одинцовском районе на старых трухлявых стволах деревьев, гниющая древесина которых имеет большую влагоёмкость, что весьма существенно, особенно в засушливое лето. *Pleurozium schreberi*, растущий на стволах сравнительно недавно упавших деревьев, наоборот, давал небольшие приросты (табл. 1).

*Таблица 1*

**Места произрастания и показатели прироста исследованных видов**

| Вид | Район | Тип леса | Место произрастания | Число циклов роста | Длина годичного прироста (см) |
|---|---|---|---|---|---|
| *Pleurozium schreberi* | Щёлковский | ельник | дно канавки | 3 | 2,5–3,0 |
| *Pleurozium schreberi* | Щёлковский | сосняк с елью | возвышение | 2 | 1,0–1,4 |
| *Pleurozium schreberi* | Одинцовский | ельник | на сильно разложившейся древесине | 3 | 3–4 |
| *Pleurozium schreberi* | Одинцовский | ельник | на средне разложившейся древесине | 2 | 0,9–1,2 |
| *Rhytidiadelphus triquetrus* | Щёлковский | ельник | напочвенный покров | 2 | 1,4–2,6 |
| *Rhytidiadelphus triquetrus* | Одинцовский | ельник | напочвенный покров | 2 | 1,5–2,5 |
| *Ptilium crista-castrensis* | Одинцовский | ельник | напочвенный покров | 2 | 1,5–2 |
| *Ptilium crista-castrensis* | Одинцовский | ельник | напочвенный покров | 3 | 2,5–3,5 |
| *Rhytidiadelphus squarrosus* | Щёлковский | ельник | на лужайке | | 2–4 |
| *Rhytidiadelphus subpinnatus* | Щёлковский | ельник | на лужайке | | 1,5–3 |
| *Thuidium assimile* | Щёлковский | сосняк с елью | напочвенный покров | | 1,5–2,5 |
| *Thuidium assimile* | Щёлковский | ельник | на возвышении | | 1–1,5 |
| *Cirriphyllum piliferum* | Одинцовский | ельник | на сыром склоне | | 3–3,5 |
| *Cirriphyllum piliferum* | Щёлковский | ельник | напочвенный покров | | 2–2,5 |

Полученные данные о величинах годичных приростов у *Pleurozium schreberi* отличаются от приводимых в литературе. Так, Т.Н. Тархова (1969) указывала годичный прирост 0,5–0,7 см, а А.А. Корчагин (1960) – 1,3–1,8 см, в среднем 1,5 см. По нашим данным, этот мох может вырасти за сезон на 1–4,5 см.

Годичный прирост у *Rhytidiadelphus triquetrus* составил 1,5–2,5 см, у *Ptilium crista-castrensis* – 2–3,5 см.

Динамику нарастания и ветвления *Rhytidiadelphus squarrosus, R. subpinnatus, Thuidium assimile, Cirriphyllum piliferum* не выявляли, но был определён их годичный прирост. *Rhytidiadelphus squarrosus* прирастает за год на 2–4 см, *R. subpinnatus* – на 1,5–3 см, *Cirriphyllum piliferum* – на 2–3,5 см, *Thuidium assimile* – на 1,0–2,5 см (см. табл. 1).

***Границы между годичными приростами***

Установив в конце вегетационного периода величину годичных приростов, мы сравнили окраску листьев приростов разных лет. Было установлено, что по этому признаку возможно разграничить годичные приросты только у видов, листья которых живут не более двух лет. Так, у *Ptilium crista-castrensis* в конце вегетационного периода листья на годичном приросте текущего года светло-зелёные, на прошлогоднем приросте они приобретают тёмно-зелёную окраску, а в нижней его части становятся буровато-зелёными. Такая же картина характерна и для *Thuidium assimile*.

У *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus*, листья которых живут 3–4 года, определить границы между годичными приростами по данному признаку не представляется возможным, поскольку листья изменяют свой цвет постепенно от прироста к приросту. На эту особенность обращал внимание и А.А. Корчагин (1960). По той же причине, если под рукой нет образца с отмеченными границами, практически невозможно определить границы между годичными приростами и у *Rhytidiadelphus squarrosus, R. subpinnatus, Cirriphyllum piliferum.*

***Ветвление***

Наблюдение за динамикой формирования веточек у *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus* показало, что они образуются на приросте прошлого цикла роста из почек, находившихся некоторое время в состоянии покоя. Этот ритмологический вариант ветвления можно охарактеризовать как пролепсис (рис. 2). У *Ptilium crista-castrensis* веточки обычно развиваются одновременно с ростом материнского побега, то есть силлептически. Однако в условиях сильной затенённости у *Ptilium crista-castrensis* и других изученных видов побеги могут сильно вытягиваться и при этом практически не ветвятся. Сходная картина наблюдается и при выращивании этих мхов в домашних условиях без дополнительной подсветки.

У *Ptilium crista-castrensis* веточки нарастают в течение двух-трёх циклов роста, у *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus* – двух-четырёх.

Симподиальные побеги у всех изученных видов образуются в результате пролептического ветвления. Однако у *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus* они становятся заметными в виде побегов длиной 0,5–1 см лишь на приростах, возраст которых равен трём циклам роста (рис. 2). У *Ptilium crista-castrensis* симподиальные побеги можно обнаружить на приросте прошлого цикла роста, то есть они возникают ближе к верхушке побега, чем у двух других видов.

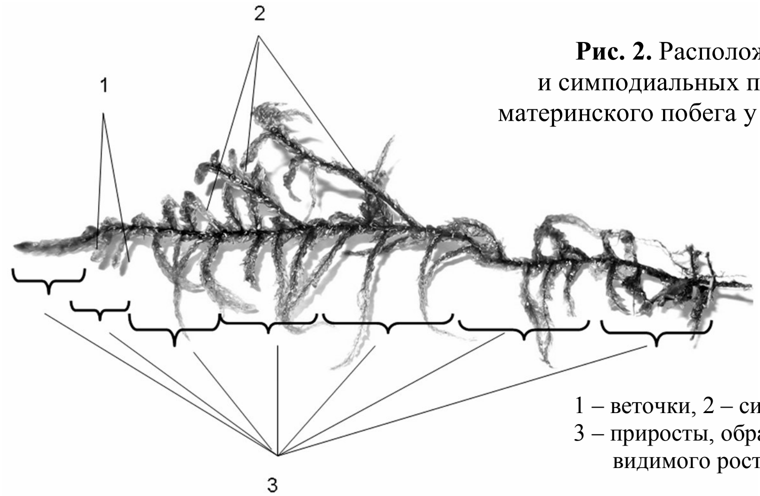



**Рис. 2.** Расположение веточек и симподиальных побегов вдоль оси материнского побега у *Pleurozium schreberi*

1 – веточки, 2 – симподиальные побеги, 3 – приросты, образовавшиеся за 6 циклов видимого роста

Таким образом, место появления симподиальных побегов у *Pleurozium schreberi, Rhytidiadelphus triquetrus* и *Ptilium crista-castrensis* в определённом смысле детерминировано: они не могут появиться раньше веточек. Другое дело, что на одних приростах симподиальные побеги вообще не образуются, а на других может появиться от 1 до 3 таких побегов. Кроме того, симподиальные побеги могут образоваться и на более старых участках стебля материнского побега.

Симподиальные побеги отличаются от веточек не только динамикой развития, но и строением. В их основании формируются мелкие листья, на что обратил внимание Tangney (2006). Для них также характерен ортотропный рост и более твёрдый и упругий, чем у веточек, стебель.

Изученные нами виды различаются по частоте образования симподиальных побегов. Реже всех они, как, впрочем, и веточки, формируются у *Rhytidiadelphus squarrosus*. У этого вида веточки и симподиальные побеги мало различаются по перечисленным выше признакам. В этом отношении интересно обратить внимание на то, что в семействе Hylocomiaceae симподиальные побеги можно расположить в сравнительно-морфологический ряд, крайними членами которого будут, с одной стороны, симподиальные побеги *Rhytidiadelphus squarrosus*, а с другой – *Hylocomium splendens*. У последнего вида симподиальные побеги имеют хорошо выраженную ортотропную часть длиной до 2,5 см, покрытую многочисленными мелкими, окрашенными в красноватый цвет прижатыми листьями, и плагиотропную часть, на которой развиваются многочисленные веточки (Корчагин, 1960). У *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus*, занимающих в этом ряду среднее положение, нижняя часть побега, покрытая мелкими листьями, составляет всего 2–3 мм.

При прекращении по разным причинам моноподиального нарастания главного побега вблизи погибшей или затормозившей свой рост верхушки у всех изученных нами видов развивается от 1 до 3 побегов (обычно 2–3), которые по своим характеристикам сходны с симподиальными побегами. Основная их функция – восстановление архитектурной модели. Обычно один из этих побегов принимает направление роста материнского побега, и «скелетная ось» в этом случае нарастает симподиально. Кроме того, гибель верхушечной меристемы нередко инициирует развитие почек

на 3–4-летних участках главного побега. Такие почки можно отнести к категории спящих почек.

Таким образом, ритмологический аспект ветвления во многом определяет как структурные, так и функциональные характеристики образовавшихся при ветвлении побегов.

**Морфогенез побеговых систем**

Показано, что у некоторых бокоплодных мхов с недетерминированным моноподиальным нарастанием вдоль оси симподиального побега можно выделить сходные участки, в пределах которых закономерно изменяются форма и размеры листьев, направление роста оси, расположение веточек и ризоидов (Tangney, 2006). К сожалению, при этом не указано, за какой промежуток времени формируются такие участки. Такое последовательное возникновение сходных участков вдоль оси симподиального побега Tangney (2006) называет моноподиальной реитерацией.

Подобной реитерации не выявлено у *Pleurozium schreberi* и других сходных по строению видов, у которых отсутствует закономерное многократное изменение формы и размеров листьев вдоль оси главного побега. Кроме того, как отмечает Newton (2006), у этих видов нет и какой-либо закономерности в расположении веточек.

Выявление ритмики роста главного и боковых побегов *у Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus* позволило выявить не отмеченные ранее закономерности в их взаимном расположении. Это связано с тем, что формирующиеся в результате повторяющегося морфогенеза участки оси главного побега проходят в своём развитии сходные этапы. По таким признакам как окраска листьев, наличие или отсутствие веточек, степень их разветвлённости и длина, можно различать границы между приростами, образовавшимися за один цикл видимого роста.

Следует отметить, что наиболее отчётливо эти границы видны у растений, произрастающих в наиболее благоприятных для вида условиях, поскольку в этом случае приросты достигают максимальных размеров, на них образуется максимальное для вида число веточек, и веточки при этом обычно ветвятся. Кроме того, у таких экземпляров нередко развиваются симподиальные побеги, положение которых также позволяет уточнять границы между приростами.

Наши данные позволили составить следующую картину формирования системы побегов у *Pleurozium schreberi* в течение 6 циклов видимого роста.

Прирост, образовавшийся за последний по времени цикл роста, не ветвится (рис. 3, А). В базальной его части стебель окрашен в красноватый цвет, в дистальной – в зелёный. Все листья прироста имеют светло-зелёную окраску, а в нижней его части могут быть хорошо заметны почки. Обозначим этот прирост как № 1.

Во время следующего цикла роста развивается прирост № 2. На приросте прошлого цикла роста (№ 1) образуется от 3 до 7 веточек, длиной от 0,3 до 0,7 см, имеющих светло-зелёные листья и завершающихся верхушечными почками. Самые длинные веточки располагаются в базальной части прироста, а самые короткие – в его дистальной части (рис. 3, Б). Листья на главном побеге немного темнеют.

Далее нарастание продолжается, и образуется прирост № 3, а на приросте № 2 развиваются веточки. На приросте № 1 веточки нарастают ещё на 0,2–0,5 см, в нижней их части листья темно-зелёные, а в верхней – светло-зелёные. Кроме того, веточки на приросте № 1 сами могут ветвиться с образованием веточек второго поряд-

ка (рис. 3, В). В зависимости от того, в каких условиях растёт мох, веточки могут терять способность к дальнейшему нарастанию. В этом случае они истончаются, и на их кончиках образуются ризоиды. В более благоприятных условиях веточки завершаются верхушечными почками.

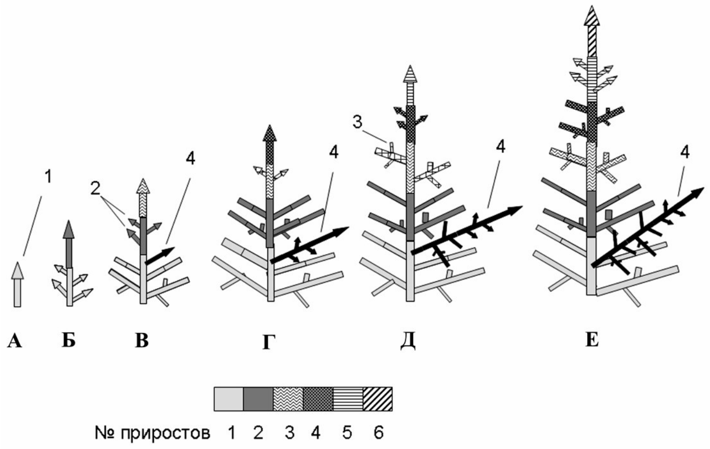



**Рис. 3.** Формирование системы побегов *Pleurozium schreberi* в течение 6 циклов видимого роста:
1 – почка; 2 – веточки I порядка ветвления; 3 – веточки II порядка ветвления; 4 – симподиальный побег

Кроме того, на приросте № 1 можно обнаружить дочерние симподиальные побеги, которые, как уже отмечено выше, по характеру листьев в своём основании, направлению роста и более твёрдому стеблю заметно отличаются от веточек (рис. 3, В).

Следующий цикл нарастания приводит к образованию прироста № 4. На приросте № 3 образуются веточки. На приросте № 2 веточки нарастают ещё раз. На приросте № 1 веточки могут ещё немного вырасти, при этом в светло-зелёный цвет будут окрашены только листья последнего прироста, или же веточки прекращают своё развитие, и все листья этого прироста становятся тёмно-зелёными. Симподиальный побег нарастает и ветвится по схеме, характерной для главного побега (рис. 3, Г).

Далее, во время следующего цикла роста, формируется прирост № 5. На приросте № 4 образуются веточки. Веточки на приросте № 3, реже и на приросте № 2, нарастают ещё раз. На приросте № 1 никаких изменений обычно уже не наблюдается. Симподиальный побег продолжает нарастать и ветвиться (рис. 3, Д).

С образованием прироста № 6 все процессы, связанные с появлением, нарастанием и ветвлением веточек и с изменением окраски их листьев последовательно повторяются (рис. 3). При этом листья на приросте № 1 постепенно начинают терять зелёную окраску и отмирать, однако сам стебель сохраняет жизнеспособность, и на нём из спящих почек ещё могут образоваться симподиальные побеги.

За седьмой – восьмой циклы видимого роста процессы нарастания и ветвления повторяются, но начинают отмирать листья соответственно на приростах № 2 и № 3.

Начиная с 9 цикла роста стебель главного побега в области приростов № 1 и № 2 может уже полностью отмереть и разрушиться, что приводит к отделению дочернего симподиального побега от материнского и превращению его в самостоятельное растение.

В целом сходная картина формирования побеговых систем наблюдается и у *Rhytidiadelphus triquetrus*. Только у этого вида веточки ветвятся реже, чем у *Pleurozium schreberi* и нарастают более длительное время, достигая в длину до 4,5 см. Веточки у *Rhytidiadelphus triquetrus*, так же как и у *Pleurozium schreberi*, в конце развития утончаются, и на них образуются ризоиды. В некоторых случаях веточка может «укорениться», а затем дать начало симподиальному побегу. Такие варианты развития веточек изредка встречаются и у *Hylocomium splendens* (Яковлев и др., 2001).

Как уже отмечено выше, у *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus* установить границу между годичными приростами по окраске листьев и характеру ветвления практически не представляется возможным, однако у этих видов по совокупности всех перечисленных выше признаков легче различается граница между приростами, образовавшимися за один цикл видимого роста. Интересно отметить, что в иллюстрированном определителе «Водоросли, лишайники и мохообразные СССР» (Гарибова и др., 1978, табл. 55, 4а; табл. 56, 5) структурированность побегов у *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus* передана очень отчётливо, а границы между приростами хорошо заметны.

У *Ptilium crista-castrensis* границы между приростами, образовавшимися за один цикл видимого роста, выражены менее отчётливо, чем у *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus*. Они несколько различаются по окраске листьев, а также по длине веточек и характеру их завершения. Так, веточки, образовавшиеся за последний и предпоследний циклы роста, имеют верхушечные почки. У веточек третьего цикла роста почки израстают, поэтому они на концах становятся тоньше и заканчиваются остро. Окраска листьев на более старых приростах становится бурой, а сами веточки – беспорядочно согнутыми и постепенно отмирают.

**Репродуктивная сфера**

Для многих мхов нет данных, сколько времени проходит с момента заложения перихециев до образования коробочек и высыпания спор.

В литературных источниках мы нашли данные по этому вопросу только в работе Longton & Greene (1969), которые установили, что заложение перихециев у *Pleurozium schreberi* происходит осенью, а оплодотворение осуществляется весной следующего года. С августа спорогонии уже хорошо заметны, в октябре имеются оформившиеся коробочки, а споры высыпаются весной, то есть весь процесс от заложения перихециев до спороношения протекает в течение полутора лет.

В мае 2011 г. в Щёлковском районе на некоторых побегах произрастающей в сосново-еловом лесу на небольшом возвышении дерновинки, за динамикой развития побегов которой мы наблюдали в 2010 г., были обнаружены спорогонии в стадии спороношения. Они находились на расстоянии 2–2,5 см от верхушки побега. По разработанной нами методике подсчета числа приростов было установлено, что спорогонии находятся на 4–5 приростах. По нашим данным, в 2010 г. побеги данной дерновинки имели два цикла роста и выросли на 1–1,5 см. Сопоставление данных литературы с данными о годичных приростах *Pleurozium schreberi* позволило установить, что перихеции закладываются на том участке стебля материнского побега, возраст которого был равен двум-трём циклам роста.

В Одинцовском районе спорогонии *Pleurozium schreberi* в начале сентября 2011 г. имели ножку длиной 1–2 см, зелёную, длинную и узкую коробочку (длина 3–4 мм,

ширина 0,1 мм). В начале октября ножки вытянулись до 4 см, а коробочки стали коричневыми, более широкими и короткими (длина 2,5–3 мм, ширина 0,8–1 мм).

Сходная динамика развития женской репродуктивной сферы характерна и для *Rhytidiadelphus triquetrus*, у которого молодые спорогонии были обнаружены в конце лета на расстоянии от 2,5 до 3,0 см от верхушки материнских побегов, выросших за сезон на 2 см.

Таким образом, у *Rhytidiadelphus triquetrus*, как и у *Pleurozium schreberi* от начала заложения спорогониев до созревания коробочек проходит примерно полтора года.

В справочнике-определителе «Водоросли, лишайники и мохообразные СССР» (Гарибова и др., 1978) на картинках, изображающих изученные нами виды (табл. 55, 4а; табл. 56, 3 и 5), чётко видны не только границы между приростами, но и положение спорогониев, которое полностью соответствует нашим данным.

Однако следует отметить, что у *Pleurozium schreberi*, по нашим наблюдениям, перихеции могут формироваться ещё и на веточках, а также и на многолетних участках материнского стебля. Так, в сентябре в Щёлковском районе в еловом лесу на склоне неглубокой канавки на одном и том же побеге (годичный прирост – 2 см), молодые спорогонии *Pleurozium schreberi* были обнаружены на расстоянии как 3 см (ножки длиной 0,7 см), так и 6 см (ножки длиной 2 см) от верхушки побега.

В начале сентября 2011 г. были найдены спорогонии *Ptilium crista-castrensis*, которые высовывались из перихециев только на 1,5 мм. По всей видимости, перихеции у этого вида закладываются позже, чем у *Pleurozium schreberi* и *Rhytidiadelphus triquetrus*. Известно, что коробочки *Ptilium crista-castrensis* вскрываются в июле – августе (Игнатов и др., 2009). По гербарным образцам было установлено, что зрелые перихеции находятся на расстоянии 3,5 см от верхушки побега. Сопоставив скорость нарастания этого мха с расположением зрелых спорогониев, можно с большой долей вероятности предположить, что от момента заложения перихециев до высыпания спор из коробочки проходит около полутора лет.

В сентябре 2011 г. в Щёлковском районе были найдены в массовом количестве спорогонии *Rhytidiadelphus squarrosus*, которые ранее на территории средней полосы европейской России не обнаруживали (Игнатов, Игнатова, 2004; Игнатова и др., 2011). Они располагались на расстоянии от 3 до 5 см от верхушек побегов. В отличие от спорогиниев *Pleurozium schreberi*, *Rhytidiadelphus triquetrus* и *Ptilium crista-castrensis*, имеющих в это же время вегетационного сезона хорошо развитую ножку и коробочку, спорогонии *R. squarrosus* выглядывали из перихециев только на 1–2 мм, причём через месяц, в конце октября, спорогонии *R. squarrosus* в размерах не увеличились. Сопоставив полученные данные, можно предположить, что спорогонии этого вида либо закладываются не осенью, а весной, либо имеют более длительное время развития, чем у *Pleurozium schreberi, Rhytidiadelphus triquetrus,* либо их развитие по каким-то причинам приостанавливается. Все эти вопросы могут быть выяснены только в ходе дальнейших наблюдений.

## Заключение

Проведённое исследование показало, что разработанный И.Г. Серебряковым структурно-биологический подход к изучению побегообразования цветковых растений успешно работает и применительно к бокоплодным мхам. С позиций этого под-

хода удаётся выявить особенности жизненной стратегии видов как в вегетативной, так и в генеративной сфере, а также закономерности их структурной организации. Названием данной статьи, которое перекликается с названием очень известной работы И.Г. Серебрякова «Структура и ритм в жизни цветковых растений», нам хотелось подчеркнуть значение ритмологических исследований и необходимость их дальнейшего проведения для понимания образа жизни мхов.

Исследование поддержано Госконтрактом № 16.518.7076 (Минобрнауки).

**Список литературы**

*Гарибова Л.В., Дундин Ю.К., Коптяева Т.Ф., Филин В.Р.* 1978. Водоросли, лишайники и мохообразные СССР. – М.: Мысль. 365 с.

*Грудзинская И.А.* 1960. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация // Бот. журн. Т. 45. № 7. С. 968–978.

*Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* 2003. Флора мхов средней части европейской России. Т. 1. – М.: КМК. 608 с.

*Игнатов М.С., Игнатова Е.А.* 2004. Флора мхов средней части европейской России. Т. 2. – М.: КМК. С. 609–944.

*Игнатова Е.А., Игнатов М.С., Федосов В.Э., Константинова Н.А.* 2011. Краткий определитель мохообразных Подмосковья. – М.: КМК. 320 с.

*Игнатов М.С., Игнатова Е.А., Афонина О.М., Телеганова В.В.* 2009. Флора мхов России: Очерк общего разнообразия и анализ распространения двудомных видов // Виды и сообщества в экстремальных условиях. Сб., посвящ. 75-летнему юбилею академика Ю.И. Чернова. – Москва; София. С. 318–334.

*Корчагин А.А.* 1960. Определение возраста и длительности жизни мхов и печёночников // Полевая геоботаника. – М.; Л.: Изд-во Академии наук СССР. С. 279–314.

*Костина М.В.* 2009. К вопросу о применении структурно-биологического метода И.Г. Серебрякова в изучении биоморфологии зелёных мхов // Тр. VIII Междунар. конф. по морфологии, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М.: МПГУ. С. 260–264.

*Михалевская О.Б.* 2002. Морфогенез побегов древесных растений. Этапы морфогенеза и их регуляция. – М.: МГПУ. 66 с.

*Нотов А.А.* 2004. О поливариантности морфогенеза системы побегов *Climacium dendroides* // Тр. VII Междунар. конф. по морфологии, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. – М.: МПГУ. С. 186–187.

*Серебряков И.Г.* 1948. Структура и ритм в жизни цветковых растений // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. Биол. Т. 53. № 2. С. 49–66.

*Серебряков И.Г.* 1949. Структура и ритм в жизни цветковых растений // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. Биол. Т. 54. № 1. С. 47–62.

*Серебряков И.Г.* 1966. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений // Бот. журн. Т. 51. № 7. С. 923–938.

*Тархова Т.Н.* 1969. Изучение динамики роста и разрастания некоторых зелёных мхов // Бот. журн. Т. 54. № 7. С. 1117–1121.

*Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е.* 1994. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии и её влияние на смежные науки. – М.: Прометей. С. 7.

*Яковлев О.В., Бузников А.А., Паутов А.А., Андреева Е.Н., Юрковская Т.К., Алексеева-Попова Н.В.* 2001. Морфолого-анатомическая характеристика *Hylocomium splendens*

(Hylocomiaceae, Musci) – индикатора загрязнения лесов карельского перешейка // Бот. журн. Т. 86. № 8. С. 52–62.

*Hallé F., Oldeman R.A.A., Tomlinson P.B.* 1978. Tropical trees and forests. An architectural analysis. – Berlin; Heidelberg; New York: Springer Verlag. 441 p.

*La Farge-England C.* 1999. Growth form, branching pattern, and perichetial position in mosses: Cladocarpy and pleurocarpy redefined // Bryologist. T. 2. P. 170–186.

*Longton R.E., Greene S.W.* 1969. The growth and reproductive cycle of *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. // Ann. Bot. Vol. 33. Issue 1. P. 83–105.

*Newton A.* 2007. Branching architecture in pleurocarpous mosses // Pleurocarpous mosses: Systematics and evolution. (Systematic Association special volume 71). – Boca Raton; London; NY.: CRC Press. P. 273–293.

*Tangney R.S.* 2007. Sympodial and monopodial growth in mosses: examples from the Lembophyllaceae (Bryopsida) // Pleurocarpous mosses: Systematics and evolution. (Systematic Association special volume 71). – Boca Raton; London; NY.: CRC Press. P. 295–304.

# БИОМОРФОЛОГИЯ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ: ПРОБЛЕМЫ И ПОДХОДЫ К КЛАССИФИКАЦИИ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

***П.Ю. Жмылёв, С.А. Леднёв, А.В. Щербаков***

Zhmylev P.Yu., Lednev C.A., Scherbakov A.V. BIOMORPHOLOGY OF WATER PLANTS: PROBLEMS AND APPROACHES IN CLASSIFICATION OF LIFE FORMS. Due to different reasons, the term 'life form' is of very broad sense in hydrobotany (biology of water plants). In this respect, we discuss some problems in biomorphology of water plants (vegetative propagation, lifespan, turion formation) and approaches to the classifications of water plants' life forms (Raunkier's classification, ecobiomorphological approach, functional group approach etc.). We propose a classification of life forms of water plants of Moscow province based on ideas of I.G. Serebryakov.

Биоморфология (учение о жизненных формах организмов) как самостоятельная дисциплина сформировалась сравнительно недавно, всего каких-нибудь 30–40 лет назад. Однако её истоки теряются в глубине веков, неразрывно переплетаясь с поиском практических приёмов описания разнообразия растений и образуемых ими сообществ (см. Серебряков, 1962; Юрцев, 1976; Зозулин, 1976; Хохряков, 1981; Алеев, 1986; Правдин, 1986; Нухимовский, 1997). В настоящее время биоморфологический анализ используют для изучения не только растений, но и животных, грибов, прокариот и вирусов. При этом термин «жизненная форма» вошёл в разряд общебиологических понятий (Шафранова и др., 2009). Правда, в него иногда вкладывают дополнительный смысл или используют столь широко, что он приобретает качества абстрактного понятия. Например, многие гидроботаники воспринимают традиционно выделяемые по образу жизни группы водных растений (свободно плавающие, прикреплённые и др.) как основные жизненные формы гидрофитов (см. например, Lacoul, Freedman, 2006; Vymazal, Kröpfelová, 2008; Scremin-Dias, 2009; Perleberg, Loso, 2010) либо используют название экологических групп (водные, плавающие, погружённые растения и др.) для обозначения классификационных категорий жизненных форм (см., например, Савиных, 2003, 2010). Причины такого подхода многообразны. Здесь и традиции, которые сложились в гидроботанике, и очевидные технические трудности изучения индивидуального развития гидрофитов по сравнению с наземными растениями, и невольное стремление к выделению специфики объекта исследования, и т.д. Конечно, ничего уникального в этом нет. История естествознания изобилует подобными примерами[1]. Однако здесь уместно вспомнить слова В.И. Вернадского «…наука *одна*, и едина, ибо, хотя количество наук постоянно растёт, создаются новые, – они все связаны в единое научное построение и не могут логически противоречить одна другой» (Вернадский, 1988, с. 100). Именно в этой связи авторы предприняли попытку обсудить некоторые проблемы биоморфологии водных растений и подходы к классификации их жизненных форм.

## I. Основные понятия

**1. Водные растения.** На первый взгляд может показаться странным, но понятие «водные растения» однозначно определить весьма затруднительно. Объяснения этого кроются не только в отсутствии резкой границы между водными и наземными местообитаниями, но и в существовании большого числа разнообразных промежуточных

[1] Например, использование понятия «вид» или концепции «эволюционизма» в разных дисциплинах.

случаев между собственно водными (гидрофиты), прибрежно-водными, болотными и сухопутными растениями (Катанская, 1979, 1981; Белавская, 1982, 1994; Лапиров, 2002, 2003; Садчиков, Кудряшов, 2005; и др.). В самом широком смысле к водным растениям относят все фотосинтезирующие организмы (от цианобактерий до цветковых), которые растут в условиях постоянно или периодически покрытого водой грунта (см. Aquatic.., 1993; Lancar, Krake, 2002; Chambers et al., 2008). Правда, гидроботаники обычно имеют в виду только те из них, которые видны невооружённым глазом (макрофиты), а на практике сосредотачивают своё внимание преимущественно на сосудистых растениях. Если исключить из последней группы все деревянистые формы, в частности те, которые, например, формируют мангровые леса или пойменные ивняки, то список водных сосудистых растений мира насчитывает около 2750 видов из 427 родов 93 семейств (Распопов и др., 2011). Это всего около 1% мировой флоры сосудистых растений (Chambers et al., 2008; Vymazal, Kröpfelová, 2008), причём в этой группе преобладают растения водоёмов и водотоков суши. Разнообразие так называемых «морских трав» (seagrasses) значительно скромнее: всего 50–60 видов из 12 родов четырёх семейств однодольных (World atlas.., 2003; Hogarth, 2007)[2].

Обычно водные сосудистые растения называют гидрофитами (Горышина, 1979; Культиасов, 1982; Тимонин, 2007; Березина, Афанасьева, 2009). Этот термин предложил Schouw (1822, цит. по: Кокин, 1982; Tiner, 1991) для растений, которые полностью погружены в воду. Позднее, начиная с Е. Варминга (1901), его стали использовать в разных и зачастую в более широких смыслах: применительно как к собственно водным, так и к амфибийным, околоводным и болотным растениям. В результате это привело к размыванию границ объекта исследования и терминологической неразберихе (Щербаков, 1994; Лапиров, 2003). В связи с этим ряд отечественных ботаников (Лапиров, 2003, 2010; Папченков, 2003; Папченков и др., 2007) предприняли попытку уточнения терминологии с выделением в широко понимаемой категории «водные макрофиты» нескольких **экологических групп:**

1) гидрофиты (настоящие или истинно-водные растения) – свободно плавающие или прикреплённые к грунту растения, которые для нормального прохождения жизненного цикла требуют постоянного контакта своего «вегетативного тела» с водной средой;

2) гелофиты (воздушно-водные растения) – укореняющиеся растения, «вегетативное тело» которых расположено как в воде, так и над её поверхностью;

3) гигрогелофиты (растения уреза воды) – растения, типичными местообитаниями которых являются низкие уровни береговой зоны затопления, прибрежные отмели с глубиной до 20(40) см и уреза воды включая окраины озёрных сплавин;

4) гигрофиты – растения сырых наземных местообитаний, заходящие в воду с низких или топких берегов;

5) гигромезофиты и мезофиты – растения влажных наземных местообитаний, изредка заходящие в воду при затоплении;

6) земноводные растения – растения, которые могут пройти весь свой жизненный цикл как в воде (по типу гидрофитов), так и на суше (по типу наземных растений).

---

[2] Во флоре России водные сосудистые растения представлены 344 видами из 95 родов 49 семейств (Распопов и др., 2011). При более широком понимании этой группы флора водоёмов и водотоков возрастает до 744 видов из 62 семейств (Лисицина, Папченков, 2000).

Следуя этой классификации, название «водные растения» мы используем в дальнейшем для обозначения экологической группы, которая охватывает гидрофиты и земноводные растения, а также часть гелофитов, растущих в Московской области преимущественно в условиях покрытого водой грунта (например, *Butomus umbellatus* или *Sparganium erectum*).

**2. Жизненная форма.** Одна из основных проблем современной гидроботаники – это «неоднозначность толкования терминов и понятий» (Папченков и др., 2003, с. 27). Среди них и термин «жизненная форма», или «биоморфа». Как известно, его предложил Е. Варминг для обозначения формы, в которой вегетативное тело (габитус) растения находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания (Warming, 1884, цит. по: Серебряков, 1962). Именно в таком, совершенно определённом, смысле это понятие используют все или почти все отечественные биоморфологи (см. Серебряков, 1962; Юрцев, 1976; Серебрякова, 1972, 1980; Борисова, 1991; Шорина, 2000а; Жмылёв и др., 2005; Шафранова и др., 2009). При этом под словосочетанием «форма вегетативного тела» или «габитус растения» понимают своеобразный тип системы побегов и корней, который формируется в результате роста и развития индивидуума в определённых условиях среды. В зарубежной научной литературе примерно в том же значении фигурируют термины «Wuschform», «life-form», «growth-form» и «growth habit» (Серебрякова, 1980; Жмылёв и др., 2005).

Жизненные формы организмов обычно воспринимают как тип адаптации (группа видов с одинаковым набором адаптивных признаков). При этом иногда упускают из виду два важных обстоятельства, на которые неоднократно обращали внимание основоположники отечественной биоморфологии. Во-первых, многие биоморфологические черты вида унаследованы им от его предков. Поэтому если и рассматривать жизненную форму как тип адаптации, то не иначе как комплексное выражение в габитусе растения приспособленности к современным и прошлым почвенно-климатическим и ценотическим условиям (Серебряков, 1962; Юрцев, 1976). Во-вторых, далеко не все адаптивные признаки вида имеют отношение к его жизненной форме. В частности, в характеристику жизненной формы обычно не включают признаки генеративной сферы, поскольку они, в отличие от системы побегов и корней, обеспечивают существование не индивидуума, а популяции и вида (Серебрякова, 1980).

Наряду с понятием «жизненная форма» гидроботаника заимствовала и представления об «экобиоморфах» и «функциональных типах (группах) растений» (ФТР), которые геоботаники сформулировали в результате поиска новых подходов в изучении растительных сообществ, совершенствования классификации видов по «сходству их приспособленности» и стремления к расширению списка адаптивных признаков. Содержание этих концепций не оставляет никакого сомнения в том, что «экобиоморфа» и «ФТР» – это более широкие понятия, чем «жизненная форма» (см. раздел II.3,4). В них подчёркнуто прежде всего сходство видов по отношению к экологическим факторам и/или сходство видов по их функциональному «поведению» в экосистеме (см. Быков, 1962, 1983; Лавренко, Свешникова, 1965; Борисова, 1991; Box, 1996; Gitay, Noble, 1997; Semenova, van der Maarel, 2000; Duckworth et al., 2000). Правда, они включают и представление о «биоморфах». В силу этого все три подхода в изучении растительных сообществ (биоморфологический, экобиоморфологический, ФТР) иногда рассматривают как чрезвычайно близкие (см. например, Миркин

и др., 2001; Булохов, 2004). Вполне возможно, что это и послужило причиной для последующего формального использования терминов. Впрочем, как бы там ни было, но в гидроботанике понятия «экологическая группа», «жизненная форма», «экобиоморфа» и «функциональные группы» нередко употребляют как полные синонимы (см. например, Свириденко, 1991; Щербаков, 1994; Савиных, 2003; Peterson, Lee, 2005; Lacoul, Freedman, 2006; Кузьмичёв и др., 2010). Очевидно, что такая практика совершенно незаконна и ведёт к невообразимому хаосу, к стиранию границ между разными явлениями природы и между разными подходами к классификации видов как инструмента её познания.

## II. Подходы к классификации

В силу того, что понятие «жизненная форма» в гидроботанике часто используют в очень широком смысле (см. часть I), число предложенных к настоящему времени классификаций «биоморф» водных растений кажется трудно обозримым. Вероятно, их можно объединить в несколько групп, которые, правда, не всегда резко отграничены друг от друга, поскольку многие классификации представляют собой модификацию или ассимиляцию разных подходов (см. Щербаков, 1994).

**1. Классификации на основе «образа жизни».** Это простой и самый распространённый в гидроботанике способ объединения водных растений по расположению их фотосинтезирующих органов относительно дна и водной поверхности в период вегетации. Выделяют следующие основные группы: свободно плавающие или укореняющиеся растения с плавающими листьями, с полностью погружёнными или возвышающимися над водой побегами, с последующим их подразделением по морфологии листьев и/или побегов (Arber, 1920; Sculthorpe, 1967; Hutchinson, 1975; Катанская, 1981; Cook, 1996; и др.). Понятно, что использование такого подхода хорошо отражает своеобразие водных растительных сообществ по сравнению с наземными фитоценозами. Однако он резко отличается от биоморфологического подхода, и поэтому выделяемые таким способом классификационные категории нельзя рассматривать как «жизненные формы» или «формы роста». Лучше их именовать экологическими группами, как это сделано, например, А.П. Белавской (1994) и В.Г. Папченковым (2003).

**2. Классификации на основе системы К. Раункиера.** Это – один из наиболее популярных в ботанике способов выделения жизненных форм (type biologique). Их соотношение (биологический спектр) используют как индикатор макроклиматических условий или нарушенности растительного покрова, показатель условий местообитания или стадий сукцессии (см. например, Cain, 1950; Blasi et al., 1990; Bloch-Petersen et al., 2006; Kukshal et al., 2009). В основу классификации положен всего один признак, который по общему признанию имеет ясное адаптивное значение и сопряжён с другими биоморфологическими чертами растения (Серебряков, 1962; Юрцев, 1976; Шафранова и др., 2009). Сам автор этого подхода рассматривал все водные растения как особую подгруппу криптофитов (Raunkiaer, 1934, 1937). Вначале он обозначил ее как «гидрокриптофиты» (Raunkiaer, 1903, цит. по: Raunkiaer, 1934), но вскоре заменил это название на экологическое понятие «гидрофит» (Raunkiaer, 1907, цит. по: Raunkiaer, 1934;). Возможно, К. Раункиер не знал о водных однолетниках (см. Sculthorpe, 1967; den Hartog, van der Velde, 1988) или основное внимание концентрировал на сообществах наземных растений. Однако в любом

случае не вызывает сомнения, что он воспринимал положение почек возобновления в почве и под поверхностью водной толщи (ледового покрытия) как одинаковую ситуацию. На это обратил внимание А.В. Щербаков (1994), который подчеркнул, что в классификации К. Раункиера учтены только две ситуации разделения среды: «почва – воздух» и «вода – воздух» (но не «грунт – вода»!).

Между тем вода для «водных растений» является хотя и не единственной, но именно той средой обитания, по отношению к которой определяют границы этой экологической группы (см. раздел I.1). Поэтому не удивительно, что её рассматривают как основную среду обитания гидрофитов (см. Кокин, 1982; Садчиков, Кудряшов, 2005; Кузьмичёв и др., 2009). Исходя из этого, нетрудно провести аналогию в расположении почек возобновления водных и наземных растений (см. Лапиров, 2010). Например, виды рода *Najas* зимуют как наземные однолетники (Sculthorpe, 1967), а *Sagittaria sagittifolia* – как наземные вегетативные однолетники (Кривохарченко, Жмылёв, 1996). Напротив, у *Ceratophyllum demersum* длина зимующих в толще воды побегов может достигать 6 м (Best, Visser, 1987) и, следовательно, подобно травянистым хамефитам, его почки возобновления расположены над грунтом. В связи с этим некоторые авторы (Braun-Blanquet, 1964; Ellenberg, Muller-Dombois, 1974; den Hartog, van der Velde, 1988) предлагают аналогично с классификацией наземных растений выделять среди гидрофитов водные терофиты (aquatic therophytes), водные гемикриптофиты (aquatic hemicryptophytes), водные геофиты (aquatic geophytes), водные хамефиты (aquatic chamaephytes) или, иначе, гидротерофиты (hydrotherophytes), гидрокриптофиты (hydrocryptophytes), гидрогеофиты (hydrogeophytes) и гидрохамефиты (hydrochamaephytes)[3]. Если принимать такой подход, то к этим группам следует добавить и гидропсевдотерофиты – водные вегетативные однолетники, у которых на неблагоприятный период года сохраняются только клубни (например, *Potamogeton pectinatus*; Лапиров, 1995), турионы (например, *Hydrocharis morsus-ranae*; Кривохарченко и др., 1995) или зимующие листецы (например, виды рода *Lemna*; Жмылёв и др., 1995).

По мнению А.Г. Лапирова (2010), для использования системы К. Раункиера в гидроботанике есть два пути решения: её безоговорочная ассимиляция или модификация. Очевидно, что реализация любого из них связана с преодолением серьёзного барьера – это скрытый от прямого наблюдения и порой своеобразный[4] образ жизни водных растений, к примеру, многолетних гидрофитов, побеги которых зимуют в толще воды. По аналогии с наземными растениями их следует рассматривать как травянистые (гидро)хамефиты. Однако в большинстве случаев достоверные знания о расположении их почек возобновления весьма ограничены (например, виды рода *Myriophyllum*). Даже сведения о фотосинтезе *Elodea canadensis* под покровом льда (Лукина, Смирнова, 1988) могут быть недостаточными для однозначного суждения, поскольку весной её стебли, по-видимому, полегают, а их верхняя часть отмирает ещё до начала видимого роста. «Камнем преткновения» являются и свободно плавающие гидрофиты, листецы, турионы (*Hydrocharis morsus-ranae*) или «розетки»

---

[3] А.В. Щербакова считает, что лучше использовать следующие названия: эпибентогидрофиты (почки возобновления располагаются в толще воды), гемибентогидрофиты (почки возобновления располагаются на поверхности дна), гипобентогидрофиты (почки возобновления находятся в донном грунте) и гидротерофиты.

[4] Например, *Brasenia schreberi* (см. Пшенникова, 2005).

(*Stratiotes aloides*)[5] которых погружаются осенью на дно, но по тем или иным причинам его не достигают (зависают) и перезимовывают в толще воды. Впрочем, эти и подобные им примеры нельзя рассматривать как непреодолимое препятствие[6]. Напротив, использование классификации жизненных форм по системе К. Раункиера может хорошо подчеркнуть экологическое своеобразие водной растительности по сравнению с наземными фитоценозами. Например, в биологическом спектре водных растений Московской области первые три места занимают (гидро)псевдотерофиты (34,1%), (гидро)гемикриптофиты (22,0%) и (гидро)криптофиты (21,2%). К сожалению, начиная с работ К. Раункиера в гидроботанике сложилась устойчивая традиция относить все водные растения к криптофитам (см. например, Кокин, 1982; Белавская, 1994; Савиных, 2003).

**3. Классификации на основе концепции «экобиоморфы».** Источники этого подхода кроются в стремлении отразить все или наиболее существенные адаптивные черты растений в классификации видов как инструменте познания растительных сообществ. Согласно представлениям Б.А. Быкова (1962, 1983), выделение экобиоморф следует основывать не только на форме роста и биологических ритмах, но и на эколого-физиологических свойствах растений и их средообразующей роли. Рассматривая такие группы видов как «типовые адаптационные **организменные** системы» (Лавренко, Свешникова, 1965), невольно и легко можно потерять границы между понятиями «экобиоморфа» и «особь» (см. Нухимовский, 1997) или «экобиоморфа» и «вид» (см. Голубев, 1973). Об этом уже предупреждали Б.А. Юрцев (1976) и Т.И. Серебрякова (1980). Впрочем, на практике при выделении экобиоморф обычно ограничиваются отношением видов только к одному или немногим экологическим факторам, например, по отношению к режиму увлажнения (*Myriophyllum spicatum* – корневищный гидатофит, *Phragmites australis* – корневищный гелофит; Амалова, 2011) или по отношению к колебанию уровня воды, так называемой экофазе (Гейны, 1993; Славгородский, 2002; Кузьмичёв и др., 2010). По мнению Б.Ф. Свириденко (1991), наиболее важными экологическими факторами для гидрофитов являются режим обводнения, минерализация воды и химический состав грунта. В связи с этим он выделил 55 экобиоморф водных цветковых растений Северного Казахстана, отличающихся длительностью и образом жизни (см. раздел II. 1), внешним обликом (видоизменения почек и побегов, форма листьев, структура побега) и отношением к экологическим факторам (например, экобиоморфа *Phragmites australis* – среднесолоновато-пресноводный эвриэдафильный, высокий гелофит, длиннопобеговый корневищный, укореняющийся многолетний гидрофит).

**4. Классификации на основе концепции «функциональных типов (групп)».** Весьма близкий или даже аналогичный предыдущему подход, который основан на представлении о тесной связи между «формой» (признак) и «функцией». Нередко его рассматривают как альтернативный традиционному таксономическому подходу в изучении строения, динамики и функционирования экосистемы (Duckworth et al., 2000). Сам термин «функциональные типы растений» (ФТР) не имеет однозначного

---

[5] В зависимости от условий это растения ведёт плавающий или прикреплённый образ жизни (Ефремов, 2010).

[6] В случае наземных растений проблем не меньше (Серебряков, 1962; Попченко, 2010), но они только стимулируют совершенствование подхода (например, выделение эпифитов в группу аэрофитов: Galán de Mera et al., 1999).

определения, но в большинстве случаев его используют для обозначения группы видов, которые проявляют относительно одинаковую реакцию на действие экологических факторов и/или оказывают относительно сходный эффект на функционирование биогеоценоза (Smith et al., 1993; Gitay, Noble, 1997; Semenova, van der Maarel, 2000). Для выделения таких групп используют разный набор физиономических (дерево, кустарник, трава и др.), морфологических, ритмологических (феноритмотип) и физиологических параметров (продуктивность, тип фотосинтеза, индекс листовой поверхности и др.). При этом функциональное значение признаков зачастую просто предполагают, поскольку оно не всегда известно и требует экспериментальных исследований. Кроме того, использование ФТР для изучения сообществ водных растений, как в общем-то и экобиоморф, наталкивается на дополнительные трудности, связанные с широкой экологической амплитудой многих водных растений (см. Willby et al., 2000).

**5. Классификация на основе концепции «фитогенного поля»** – один из способов выделения жизненных форм растений по фитоценотически значимым признакам (см. например, Высоцкий, 1915; Зозулин, 1961). В основе его лежат представления об «условной особи» (счётной единице) как центре (сосредоточение побегов и корней) воздействия растения на окружающую среду (Уранов, 1965; Ценопопуляции.., 1988). На основании размещения укоренённых побегов в пространстве, степени их автономности и времени обособления в онтогенезе (морфологической дезинтеграции) выделяют 4 биоморфы вегетативно неподвижных и вегетативно подвижных растений: соответственно моноцентрическая и ацентрическая, явнополицентрическая и неявнополицентрическая (Ценопопуляции.., 1976; Шорина, 1981). Такой подход был использован Н.П. Савиных (2003) для классификации жизненных форм сосудистых растений водоёмов. В целом вегетативная подвижность и вегетативное размножение – чрезвычайно широко распространённые явления в мире растений (Левина, 1981; Klimešová J., Klimeš, 1997; Жмылёв, Шипунова, 2009), особенно среди гидрофитов (Arber, 1920; Sculthorpe, 1967). Например, подавляющее большинство (92,9%) водных растений Московской области – это клональные виды с неспециализированным или специализированным вегетативным размножением (см. раздел III). При этом даже у таких гипогеогенно-короткокорневищных многолетников как *Butomus umbellatus*, которые, по определению, относят к моноцентрической биоморфе (Савиных, 2003, с. 45), моноподиальное нарастание корневища обуславливает интенсивное вегетативное разрастание, а отмирание старых участков и отделение клубневидных побегов – образование клона (см. Thompson, Eckert, 2004). Кроме того, поскольку онтогенез большинства гидрофитов подробно не изучен, то форму дезинтеграции приходится определять интуитивно. Вероятно, поэтому эпигеогенно-длиннокорневищный *Comarum palustre* относят к группе растений с «неспециализированной морфологической дезинтеграцией», а гипогеогенно-длиннокорневищный *Polygonum amphibium* – к группе со «специализированной морфологической дезинтеграцией» (Савиных, 2003, с. 45–46).

## III. Замечания к биоморфологии водных растений

Обитающие в континентальных водоёмах, водотоках и морях сосудистые растения обычно рассматривают как вторично водные организмы, которые независимо и неоднократно возникали в разных группах кормофитов (Тахтаджян, 1966; Кокин, 1982; Cook, 1990, 1996; Les, Cleland, 1997). Наиболее ранние ископаемые остатки

водных плаунообразных (*Isoëtites*), папоротникообразных (*Ariadnaesporites*, *Molaspora*) и цветковых (*Aquatifolia*, *Archaefructus*, *Brasenites*, *Proteaephyllum*, *Montsechia*) относятся к концу юрского – началу мелового периода (Martín-Closas, 2003; Wang, Dilcher, 2006). Хотя большинство современных гидрофитов сохранили многие черты строения, типичные для наземных растений, смена среды обитания сопровождалась формированием анатомо-морфологических и физиологических адаптаций (Arber, 1920; Sculthorpe, 1967; Кокин, 1982; Rascio, 2002; и др.). Из них особого внимания в рамках данного сообщения заслуживают органы вегетативного размножения и длительность жизни водных растений.

**1. Органы вегетативного размножения.** Практически все способы размножения кормофитов известны у водных макрофитов (Barrett et al., 1993). Правда, в отличие от наземных растений, наибольшее значение имеют разнообразные формы вегетативного размножения[7], что, наверно, связано с адаптацией к водной среде обитания (Arber, 1920; Sculthorpe, 1967; Hutchinson, 1975; Santamaría, 2002). Поскольку классификация этих форм основана на морфологическом подходе (см. Жмылёв, Шипунова, 2009), то к специализированным органам естественного клонирования водных растений относят не только клубни и турионы, но и столоны, и корневища (см. например, Barrat-Segretain, 1996; Савиных, 2003). Между тем, совершенно очевидно, что функция последних – это не образование дочерних особей, а разрастание в горизонтальном направлении материнского растения, физиологическая интеграция сложного индивидуума и, вполне возможно, «фуражное поведение» (см. Eckert, 1999; Stuefer et al., 2002; Tolvanen et al., 2004; Sammul et al., 2008; Жмылёв, Шипунова, 2009). Отрицание этого влечёт за собой досадные недоразумения. Например, приходится признавать, что *Limosella aquatica* обладает специализированным вегетативным размножением (Савиных, 2003, с. 46), хотя это – типичный однолетник, который размножается исключительно семенами, и его надземные столоны не обеспечивают образования клона (Алексеев, Марков, 2008).

В настоящее время подавляющее большинство ботаников согласно с тем, что вегетативное размножение – это одна из форм асексуального увеличения числа особей, которое происходит в результате отделения жизнеспособных частей **вегетативного тела** растения (Васильев и др., 1988; Шорина, 2000б; Жмылёв и др., 2005; Серебрякова и др., 2006; Meeûs et al., 2007; и др.). Исходя из этого, классификация способов вегетативного размножения, как нам представляется, должна базироваться прежде всего на двух признаках. Это – механизм отделения от материнского растения жизнеспособной части и её структура.

***Механизм отделения.*** В целом обособление будущей дочерней особи от материнского растения может происходить в результате разных процессов (см. Игнатьева, 1960; Барыкина и др., 1976; Барыкина, 1995б; Moody et al., 1999; Батыгина, Васильева, 2002). В связи с этим можно выделить четыре механизма естественного клонирования: 1) образование отделительного слоя, 2) естественная смерть материнской особи, 3) отмирание старых стеблей или корней полицентрического растения и 4) партикуляция моноцентрического растения (Жмылёв, Шипунова, 2009). Все эти механизмы представлены у водных растений, хотя достоверных данных немного. Например, турионы *Utricularia vulgaris* легче воды. Они погружаются на дно

[7] Среди водных растений Московской области 92,9% – клональные виды.

вместе с постепенно погибающим в конце лета материнским растением и обособляются только после полного отмирания его «тела» (Adamec, 1999). Напротив, зимующие листецы *Spirodela polyrhiza* отделяются от материнской особи в результате формирования отделительного слоя на «ножке» (Newton et al., 1978). Возможно, что аналогичным образом происходит обособление пропагул («розеток») и у псевдовивипарной формы *Posidonia oceanica* (см. Ballesteros et al., 2005).

***Структура отделяющейся жизнеспособной части.*** От вегетативного тела материнского растения естественным образом могут отделяться разные жизнеспособные части, которые по степени развития можно объединить в три группы:

а) зачаток дочерней особи – вегетативная диаспора (например, клубень *Sagittaria sagittifolia* или турион *Aldrovanda vesiculosa*),

б) молодая дочерняя особь – укороченный побег с корнями (например, «розетки» *Stratiotes aloides* или *Vallisneria spiralis*),

в) сформированная дочерняя особь – система побегов с корнями (например, парциальные «кусты» *Scirpus lacustris* или система корневищ с побегами *Potamogeton natans*).

Очевидно, что только первый тип более или менее соответствует понятию «орган вегетативного размножения» как структуре, которая сформировалась в результате функциональной эволюции. Напротив, обособление «системы побегов с корнями» (сформированной дочерней особи) – это просто следствие тех или иных особенностей жизни (старение тканей) многостебельного водного растения (формирование вегетативного размножения как результат отбора по другим признакам или случайных процессов).

***Классификация способов вегетативного размножения.*** Сочетание перечисленных признаков позволяет выделить четыре способа естественного вегетативного размножения водных растений (Жмылёв, Шипунова, 2009).

1. *Вегетативная диаспория* – размножение вегетативными диаспорами, которые обособляются после образования отделительного слоя, естественной смерти материнского растения или отмирания столона. Например: *Hydrocharis morsus-ranae*, *Potamogeton pectinatus*, *Utricularia vulgaris*.

2. *Сегментация*[8] – размножение укороченными побегами с корнями или листецами, которые обособляются после отмирания столонов или образования отделительного слоя. Например: *Spirodela polyrhiza*, *Stratiotes aloides*, *Vallisneria spiralis*.

3. *Фрагментация*[9] – размножение разными по строению «фрагментами» материнского «тела», которые обособляются после отмирания старых участков удлинённых стеблей (корневищ). Например: *Elodea canadensis*, *Equisetum fluviatile*, *Polygonum amphibium*.

4. *Партикуляция* – размножение разными по строению «партикулами» коротко-корневищного или дерновинного растения, которое распадается в результате отмирания и обособления внутренних тканей. Например: *Butomus umbellatus*, *Nuphar lutea*, *Nymphaea candida*.

---

[8] Не очень удачное название (в зоологии имеет другой смысл), которое требует замены (возможно, на «раметизация»?). Однако в данном случае оно хорошо отражает, что отделяется структура, похожая на основной элемент строения тела материнской особи (метамер s. l., модуль).

[9] От лат. fragmentum – обломок, кусок, осколок. В зарубежной литературе термин «фрагментация» обычно фигурирует как синоним вегетативного размножения.

Интерпретация этих способов как специализированного или неспециализированного вегетативного размножения водных растений не всегда очевидна. Если рассматривать «специализированное вегетативное размножение» как увеличение числа особей посредством **органов** вегетативного размножения, то к таковому, несомненно, относится «вегетативная диаспория». Напротив, «фрагментация» и «партикуляция» – это способы неспециализированного вегетативного размножения. Что касается «сегментации», то для разных видов ситуация кажется неодинаковой. Кроме того, ряд водных видов как, например, *Butomus umbellatus* (см. Thompson, Eckert, 2004), сочетают разные способы клонирования. У многих гидрофитов неспециализированное вегетативное размножение может происходить посредством укоренения участков побегов, которые отрываются от материнского растения в результате механического воздействия водного потока или животных (см. например, Barrat-Segretain, 1996; Barrat-Segretain, Bornette, 2000). Впрочем, если даже не учитывать эти обстоятельства, то результаты использования предложенной классификации свидетельствуют о том, что среди водных растений, например, Московской области всё равно преобладают виды с неспециализированным вегетативным размножением.

**2. Турионы.** Из всех органов вегетативного размножения растений турионы рассматривают как структуру, которая характерна именно для гидрофитов (Sculthorpe, 1967; Кокин, 1982; Свириденко, 1991; Adamec, 2010). К сожалению, этот термин не имеет строгого определения и нередко фигурирует в очень широком смысле, охватывая как видоизменённые почки, так и клубни, и листецы (см. например, Newton et al., 1978; Spencer, Ksander, 1991; Barrat-Segretain, 1996; Adamec, 2003, 2010). Обычно его используют для обозначения так называемых «зимующих почек», которые формируются при наступлении неблагоприятных условий на побегах гидрофитов, расположенных в толще воды или на её поверхности. Это очень разнообразные по строению и внешнему облику структуры. Вероятно, поэтому Sculthorpe (1967) использовал для их обозначения термин «гибернакулы» с выделением трёх групп:

а) покоящиеся верхушки и «отпрыски» (offsets),

б) специализированные турионы,

в) прочие гибернакулы (листецы).

По сути, первые две группы охватывают все «зимующие почки» водных растений. Такие структуры формируются как видоизменения апикальных или пазушных почек, опускаются на дно в результате активного или пассивного механизма и, как правило, находятся в эндогенном покое в течение неблагоприятного периода года (Sculthorpe, 1967; Sastroutomo, 1981a; Bartley, Spence, 1987; Barrat-Segretain, 1996; Adamec, 1999, 2003, 2010, и др.). Основное отличие между первыми двумя группами гибернакул связано главным образом с формой (вытянутые или более или менее шаровидные) и степенью их отграниченности от облиственного стебля (резкая или нет). Например, несмотря на разное строение и механизм погружения видоизменённых (зимующих) апикальных почек представителей р. *Utricularia* (Adamec, 1999), все они отнесены к группе «специализированные турионы» (Sculthorpe, 1967). Между тем, «покоящиеся верхушки» видов рода *Myriophyllum* – это тоже видоизменённые почки. Правда, ещё до отделения от материнского растения их ось удлиняется, в силу чего они имеют не шаровидную (как у пузырчаток), а булавовидную форму (см. Aiken, Walz, 1979; Caffrey, Monahan, 2006). А вот гибернакулы *Potamogeton crispus*, действительно, выглядят как верхушка побега. При этом, в отличие от ту-

рионов, они обычно прорастают без периода покоя в конце лета (Chambers et al., 1985; Jian et al., 2003; но см. Sastroutomo, 1981b). По-видимому, названию «зимующие верхушки» полностью соответствуют гибернакулы *Brasenia schreberi* (см. Пшенникова, 2005).

К сожалению, формирование и строение турионов изучено пока крайне слабо. В такой ситуации, по-видимому, оправдано использование этого термина пока для всех вегетативных диаспор (гибернакул) из первых двух групп классификации Sculthorpe (1967). При этом восприятие листецов как органов вегетативного размножения (турионы или гибернакулы) противоречит здравому смыслу (см. раздел III.1)[10]. В целом же очень широкое использование названия «турион» не только размывает границы между значением разных органов вегетативного размножения гидрофитов (см. например, Pieterse, 1981; Spencer, Ksander, 1991), но и затушёвывает и без того пока слабо улавливаемое биоморфологическое своеобразие водных макрофитов по сравнению с наземными растениями.

**3. Длительность жизни особи.** Водные растения традиционно рассматривают как группу, в которой преобладают многолетники (Кокин, 1982; Садчиков, Кудряшов, 2005). Если не обращать внимания на разное понимание её объёма (см. раздел I.1), то нетрудно обнаружить, по крайней мере, два источника формирования этого суждения.

Во-первых, однолетников среди водных растений немного (виды семейств Najadaceae, Trapaceae и др.)[11], причём некоторые из них, подобно *Ricinus communis*, возможно, растут в сезонном климате как вынужденные однолетники, длительность жизни которых контролируется исключительно температурой (см. Жмылёв, 2006). Например, по сведениям Gettys (2009), *Eichhornia crassipes* в тропических и субтропических широтах живёт как многолетник, а севернее – как однолетник. Аналогичные наблюдения зарегистрированы для *Najas marina* (Agami et al., 1986) и *Trapa natans* (Eyres, 2009). В этой связи весьма соблазнительно предположить, что за противоречивыми литературными данными по долголетию водных растений скрывается экологическая изменчивость продолжительности их жизни (см. *Salvinia natans*; Белавская, 1994; Лисицина и др., 2009). В некоторых случаях, таких как *Zannichellia palustris*, оно кажется оправданным. Этот гидрофит относят к однолетникам (Smart, Dick, 1999; Capers, 2000; Engelhardt, 2006; Watt et al., 2007) или к многолетникам (Guo et al., 1990; Лисицина и др., 2009; Naquinezhad et al; 2010), что, вероятно, связано с его развитием соответственно в условиях пересыхающих или постоянных водоёмов. Впрочем, достоверных сведений о длительности жизни водных макрофитов, по сравнению с наземными растениями, пока чрезвычайно мало (о долголетии листьев, турионов и корневищ см.: Van, Steward, 1990; Tsuchiya, 1991; Kunii, 1993).

Во-вторых, органы вегетативного размножения обычно рассматривают как структуры, которые обеспечивают долголетие водных растений (см., например, Sculthorpe, 1967; Кокин, 1982; Свириденко, 1991; Barrat-Segretain, 1996). Иначе говоря, в определении «многолетнее водное растение» речь идёт часто о продолжительности жизни клона, а не особи. Проблему выделения особей (индивидуумов) у

---

[10] Зимующие листецы *Spirodela* и *Lemna turionifera* хорошо отличаются от материнского листеца (Landolt, 1986).

[11] Среди водных растений Московской области доля однолетников составляет 14,3%.

растений и прежде всего вегетативно подвижных, неоднократно обсуждали в отечественной научной литературе (Козо-Полянский, 1937; Тахтаджян, 1954; Левин, 1961; Сенянинова-Корчагина, 1967; и др.). В настоящее время в ботанике сложились два основных подхода:

1) в морфологии и биоморфологии индивидуальность растения воспринимают как обособленность или физическую целостность организма и оперируют с «простыми индивидуумами», согласно терминологии Г.Г. Левина (1961). Именно такой подход и лежит в основе выделения жизненных форм (см. раздел I. 2);

2) в популяционной биологии основное внимание обращают на слабую интегрированность растительного организма по сравнению с животными. При этом воспринимают жизнь индивидуума (генеты) как последовательность этапов развития всех его дочерних особей начиная с материнского растения семенного происхождения (Ценопопуляции.., 1988; Жукова, 1995).

Так уж сложилось, что гидроботаника ассимилировала принципы второго подхода. В результате все клональные водные растения традиционно рассматривают как многолетники. В частности, таковыми признают представителей родов *Utricularia* и *Lemna* (см. Arber, 1920; Свириденко, 1991; Лисицына, Папченков, 2000; Лисицына и др., 2009). Основная причина этого понятна: многолетние стебли водных растений скрыты от прямого наблюдения не только грунтом, но и толщей воды. А вот возможное теоретическое обоснование[12] такого подхода может оказаться шатким в результате обсуждения значения соматических мутаций (см. например, Salomonson, 1996; Orive, 2001), фенотипической пластичности (см. например, Garbey et al., 2004; Puijalon et al., 2008) и гибридизации гидрофитов (Les, Philbrick, 1993; Папченков, 2007; Ito et al., 2010; Ito, Tanaka. 2011).

В целом клональные кормофиты очень разнообразны по длительности жизни их простых особей (рамет). В связи с этим уже неоднократно предпринимали попытки выделения среди них вегетативных малолетников и вегетативных однолетников (см. Жмылёв, Карпухина, 1994; Любарский, 1994; Жмылёв и др., 2011). Термин «вегетативный малолетник» был предложен Г.Н. Высоцким (1915) для растений, «у которых материнские экземпляры, давшие новое поколение[13], вскоре отмирают» (с. 1329). Это очень расплывчатое определение, которое допускает весьма широкое толкование объёма самой группы (см. например, Высоцкий, 1915; Любарский, 1961; Pitelka, Ashmun, 1985). Для отграничения вегетативных малолетников от клональных многолетников необходимо обсуждение таких вопросов как продолжительность жизни особи, время дезинтеграции материнского растения, а также возрастная и экологическая изменчивость этих параметров (см. Жмылёв и др., 2011). К сожалению, такие сведения по водным растениям пока крайне малочисленны. В самом общем виде вегетативные малолетники можно определить как клональные растения, у которых особи семенного и вегетативного происхождения живут не более 5 лет. При этом результаты предварительного изучения эколого-ценотического разнообразия таких растений свидетельствуют о том, что большинство из них встречается в водоёмах и в переувлажнённых местообитаниях (Жмылёв и др., 2011).

---

[12] В результате вегетативного размножения формируются генетически одинаковые особи (для обсуждения см. Barrett et al., 1993; Li et al., 2006; Ren, Zhang, 2007).

[13] Здесь имеется в виду образование особи в результате вегетативного размножения.

Вегетативные однолетники, хотя и представляют собой частный случай вегетативных малолетников, но воспринимаются как менее двусмысленная группа. Среди зарубежных ботаников на клональные растения с однолетними дочерними особями впервые обратил внимание, вероятно, Warming (1918, цит. по: Johansson, 1993; Piqueras et al., 1999). Позднее Salisbury (1942) назвал их «pseudo-annual» (pseudoannual), а Е.Л. Любарский (1961, 1994) – вегетативными однолетниками. По характеру развития индивидуумов и динамике популяций они очень напоминают настоящие однолетники, размножающиеся только семенами. Каждая особь, по крайней мере вегетативного происхождения, живёт не более года, а поддержание популяции осуществляется преимущественно зимующими вегетативными диаспорами (псевдотерофиты, см. раздел II. 2). В настоящее время многие виды гидрофитов, которые традиционно считали многолетниками, классифицируют как вегетативные однолетники или псевдо-однолетники (Johansson, 1993; Лапиров, 1995; Савиных, 2003; Santamaría, García, 2004; Hangelbroek, Santamaría, 2004; Жмылёв, Гололобова, 2009; Жмылёв, Леднёв, 2011; и др.).

Вполне возможно, что последующие исследования кардинально изменят традиционное представление о преобладании среди водных растений многолетников. Например, во флоре водоёмов и водотоков Московской области преобладают вегетативные малолетники (67%), среди которых доля псевдо-однолетников составляет 60,4%! Это хорошо согласуется с результатами сравнительного анализа долголетия наземных и водных организмов. По мнению Larson (2001), значения коэффициентов средней продолжительности жизни «морские/сухопутные животные» (0,33/1,09 лет) и «водные/наземные растения» (0,07/10,8 лет)[14] свидетельствуют о том, что в условиях водной среды отбор направлен против долгожителей. При этом вегетативная подвижность в сочетании с короткой жизнью особей (вегетативные малолетники) водных растений, вероятно, можно рассматривать как аналог подвижности морских животных в условиях относительно бедного субстрата (Larson, 2001). В этой связи остаётся только сожалеть, что обсуждение идеи «фуражного поведения клональных растений» ограничивается только наземными кормофитами (см. Eckert, 1999; Stuefer et al., 2002; Tolvanen et al., 2004; Sammul et al., 2008; Жмылёв, Шипунова, 2009).

## IV. Классификация жизненных форм водных растений Московской области

Отсутствие классификации водных растений на основе концепции «жизненных форм» (см. разделы I.2, II), очевидно, является одним из основных препятствий для адекватной оценки биоморфологического своеобразия этой группы (см. раздел III). В этой связи мы предлагаем классификацию жизненных форм водных растений Московской области[15], которую, несомненно, следует рассматривать как предварительный вариант (см. также Жмылёв, Гололобова, 2009; Жмылёв, Леднёв, 2011). В основе её мы постарались максимально соблюсти принципы, которыми руководствовался И.Г. Серебряков (1962, 1964) при разработке классификационной схемы жизненных форм растений Земли. Как известно, в его классификации для гидрофитов был предусмотрен самостоятельный отдел «Водные травы», который Иван Григорьевич, к

---

[14] При определении средней продолжительности жизни учтены водные одноклеточные организмы (Larson, 2001).

[15] В настоящее время на территории Московской области зарегистрировано 85 видов водных сосудистых растений.

сожалению, не успел проработать в деталях. Это потребовало внести изменения и сопроводить классификационные группы краткими описаниями, в которых иногда упоминаются водные растения других регионов или экологических групп.

**ОТДЕЛ. Травянистые растения**

В сезонном климате к травянистым растениям относят виды, у которых в неблагоприятный период года отсутствуют прямостоячие надземные или надводные стебли (Гатцук, 1976), а почки возобновления, зимующие почки, турионы или гибернакулы расположены под водой, в субстрате или невысоко над землей (терофиты, криптофиты, гемикриптофиты и некоторые хамефиты). В связи с этим все водные растения (см. раздел I.1) мы рассматриваем как травянистые, хотя у некоторых из них почки возобновления располагаются зимой в толще воды (например, *Elodea canadensis*) или корневища, вероятно, могут одревесневать, как у представителей родов *Amphibolis* и *Thalassodendron* (Kuo, den Hartog, 2006).

По характеру организации вегетативного тела все водные растения объединены в два подотдела: листостебельные и псевдоталломные.

**ПОДОТДЕЛ I. Листостебельные растения**

Растения, «вегетативное тело» которых образовано укореняющимися или не укореняющимися побегами (лист, стебель). Среди водных макрофитов нет стержнекорневых растений, исключая, возможно, наземные формы некоторых земноводных видов (например, *Alternanthera philoxeroides*; www.weeds.gov.au/publications/guidelines/won/aphiloxeroides.html). Однако у некоторых гидрофитов корневая система полностью редуцирована. На основании этого все листостебельные водные растения объединены в два типа: придаточнокорневые и бескорневые.

**ТИП 1. Придаточнокорневые растения**

Растения, взрослые особи которых имеют корневую систему, состоящую только из придаточных корней (гоморизофиты и вторичные гоморизофиты). По длительности жизни особи (см. раздел III.3) подразделяются на три подтипа: многолетники, псевдоোднолетники (вегетативные однолетники) и однолетники (настоящие однолетники).

**Подтип 1. Придаточнокорневые многолетние растения**

Растения, особи которых живут несколько лет. Исключительно поликарпики, но с разной продолжительностью генеративного периода. Среди них много вегетативно размножающихся растений, дочерние особи которых живут менее 5 лет.

Аналогично наземным растениям объединены в классы, различающиеся интенсивностью ветвления, метаморфозом и направлением роста побегов.

**Класс 1. Дерновинные многолетники.** Растения с интенсивным ветвлением (кущением) ортотропных побегов, которые плотно расположены относительно друг друга, так что их базальные многолетние участки (резиды), состоящие из укороченных междоузлий и несущие почки возобновления, образуют «тело» или «пьедестал дерновины». Представители этой группы характеризуются полурозеточной структурой побегов и отсутствием вегетативного размножения (исключая старческий распад).

Чрезвычайно редкая среди водных растений Московской области жизненная форма. Однако при более широком понимании термина «водные растения» в этой группе по плотности расположения побегов и направлению разрастания дерновины

можно выделить «рыхлодерновинную», «плотнодерновинную» и «кочкообразующую» биоморфы.

Виды: *Carex omskiana.*

**Класс 2. Короткокорневищные многолетники.** Растения с более или менее мясистым (утолщённым) корневищем, стебель которого образован в основном укороченными междоузлиями. От предыдущей группы отличаются отсутствием «кущения» и резко выраженным метаморфозом многолетних стеблей в связи с выполнением ими функции запасания. Укороченное корневище нарастает с апикальной стороны моноподиально (*Isoëtes*, *Nuphar*, *Nymphaea*) или симподиально (*Scirpus lacustris*) и постепенно отмирает с базальной стороны. В зависимости от направления его роста, интенсивности ветвления и отмирания представители этого класса проявляют разную длительность жизни особи, а также способность к вегетативному разрастанию и размножению. По происхождению корневища подразделены на две группы.

**Группа 2.1. Эпигеогенно-короткокорневищные многолетники.** Горизонтальное (*Nymphaea*) или вертикальное (*Isoëtes*) корневище образуется в результате видоизменения развивающегося на поверхности дна (в воде) укороченного плагиотропного или ортотропного побега. После отмирания листьев и образования придаточных корней его стебель утолщается и постепенно погружается в грунт. В Московской области эта группа представлена в основном растениями с розеточной структурой побегов.

Виды: *Isoëtes echinospora, I. lacustris, Nuphar lutea, N. pumila, Nymphaea candida, N. odorata, Nymphoides peltata.*

**Группа 2.2. Гипогеогенно-короткокорневищные многолетники.** Корневище развивается в грунте как плагиотропный побег. Редкая среди водных растений Московской области жизненная форма, представители которой характеризуются разной структурой побега. У *Butomus umbellatus* образуются клубневидные гибернакулы.

Виды: *Butomus umbellatus, Scirpus lacustris.*

**Класс 3. Длиннокорневищные многолетники.** Растения с относительно тонким корневищем, стебель которого образован удлинёнными междоузлиями. Аналогично короткокорневищным растениям подразделены на две группы по происхождению корневища.

**Группа 3.1. Эпигеогенно-длиннокорневищные многолетники.** Горизонтальное корневище образуется в результате видоизменения развивающегося в воде удлинённого ортотропного побега. После полегания такого побега на дно его стебель теряет листья и пассивно погружается в грунт.

Среди водных растений Московской области редкая жизненная форма, обладатели которой характеризуются безрозеточной структурой побега и образованием турионов.

Виды: *Elodea canadensis, E. densa, Myriophyllum spicatum, M. verticillatum.*

**Группа 3.2. Гипогеогенно-длиннокорневищные многолетники.** Горизонтальное корневище развивается в грунте как плагиотропный побег.

В Московской области представители этой группы характеризуются безрозеточной или полурозеточной структурой побега. У многих из них длительность жизни

дочерних особей, вероятно, не превышает 5 лет, а корневище отмирает так быстро, что начинает напоминать подземные столоны[16]. По-видимому, у некоторых рдестов, таких как *Potamogeton lucens*, в конце вегетационного сезона верхние междоузлия корневища утолщаются, формируя удлинённый клубень.

Виды: *Equisetum fluviatile, Hippuris vulgaris, Polygonum amphibium, Potamogeton alpinus, P. × fluitans, P. gramineus L., P. heterophyllus, P. lucens, P. natans, P. × nerviger, P. nodosus, P. × olivaceus, P. perfoliatus, P. praelongus, P. × salicifolius, P. × sparganiifolius, Sparganium angustifolium, S. emersum, S. erectum, S. glomeratum, S. gramineum, S. minimum.*

**Класс 3. Столонообразующие многолетники**. Растения с интенсивным вегетативным разрастанием посредством столонов, которые представляют собой более или менее тонкий плагиотропный однолетний стебель, образованный удлинёнными междоузлиями и отмирающий перед наступлением неблагоприятного периода года (зима) или в начале следующего вегетационного сезона. По происхождению столонов обычно выделяют надземностолонные и подземностолонные растения. Однако в Московской области этот класс представлен всего одним видом, у которого столоны развиваются в толще воды («надземностолонный» многолетник). Возможно, что в неблагоприятных экологических условиях у некоторых длиннокорневищных рдестов могут развиваться «подземные» столоны (например, *Potamogeton alpinus*, *P. natans* в пересыхающих водоёмах). Однако для выделения группы подземностолонных многолетников необходимы дополнительные исследования.

Виды: *Stratiotes aloides*[17].

**Подтип 2. Придаточнокорневые псeдооднолетники[18]**
**(вегетативные однолетники)**

Вегетативно размножающиеся растения, дочерние особи которых живут один год. У многих из них формируются турионы или подземные клубни. Аналогично водным многолетникам объединены в классы по интенсивности ветвления, метаморфозу и направлению роста побегов.

**Класс 1. Столонообразующие псевдооднолетники.** Растения с интенсивным разрастанием посредством столонов. По происхождению столонов подразделены на две группы, для обозначения которых использованы названия жизненных форм наземных растений.

**Группа 1.1. Надземностолонные псевдооднолетники.** Столоны развиваются на поверхности (в толще) воды или грунта. В Московской области все представители этой группы характеризуются моноподиальным нарастанием и розеточной структурой ортотропных побегов.

Виды: *Eichhornia crassipes, Hydrocharis morsus-ranae, Pistia stratiotes, Vallisneria americana, V. spiralis.*

**Группа Б. Подземностолонные псевдооднолетники.** Столоны развиваются под поверхностью грунта. В Московской области представители этой группы харак-

---

[16] По некоторым данным, у *Potamogeton perfoliatus* в водоёмах Японии (Kadono, 1984) и в субальпийских озёрах Германии (Wolfer, Straile, 2004; Wolfer, 2008) зимой сохраняются только подземные клубни (вегетативный однолетник!?).

[17] По мнению Н.П. Савиных (2003), этот вид растёт как вегетативный однолетник.

[18] Неудачное, но краткое название (от англ. pseudo-annual plants).

теризуются безрозеточной или розеточной структурой побега. У большинства из них, исключая *Potamogeton crispus*[19], формируются подземные клубни.

Виды: *Potamogeton crispus*, *P. pectinatus, Sagittaria platyphylla, S. sagittifolia.*

**Класс 2. Полегающие псевдооднолетники.** Растения с ортотропными побегами, которые по мере развития полегают в нижней части и укореняются. Представители этой группы характеризуются безрозеточной структурой побега. Неблагоприятный период года переживают в форме турионов (*Potamogeton*) или участков горизонтальных стеблей (*Ranunculus*).

Виды: *Potamogeton acutifolius, P. berchtoldii, P. compressus, P. friesii, P. obtusifolius, P. pusillus, P. rutilus, P. trichoides, Ranunculus circinatus, R. eradicatus, R. kauffmannii, R. trichophyllus*.

**Класс 3. Ползучие псевдооднолетники.** Растения с удлинёнными горизонтальными побегами, которые стелются по поверхности грунта или воды. В отличие от растений предыдущего класса все побеги растут плагиотропно (исключая цветоносы). Неблагоприятный период года переживают в виде горизонтальных стеблей. В связи с этим внешне напоминают эпигеогенно-длиннокорневищные растения, но не обладают дифференциацией побегов на ортотропные и плагиотропные, что удачно отображено Т.И. Серебряковой (1981) в названии «растения, ползущие всем телом». Среди водных растений Московской области очень редкая жизненная форма.

Виды: *Hottonia palustris.*

**Подтип 3. Придаточнокорневые однолетники**

Однолетние (двулетние?) растения (монокарпики), размножающиеся только семенами. В целом очень разнообразная по габитусу группа. Однако даже для наземных однолетников классификация их жизненных форм разработана пока слабо (см. Krumbiegel, 1998). Предварительно все водные однолетники можно объединить в три класса, различающихся положением побега в пространстве.

**Класс 1. Прямостоячие однолетники.** Растения с ортотропными побегами, стебли которых сохраняют вертикальное положение благодаря анатомической конструкции (*Oenanthe, Zizania*) или водной толще (*Callitriche, Trapa*). В Московской области это одностебельные или малостебельные растения с полурозеточными или безрозеточными побегами. У некоторых из них «розетка» листьев формируется на верхушке удлинённого побега.

Виды: *Callitriche cophocarpa, C. palustris, Elatine alsinastrum, Oenanthe aquatica, Ranunculus polyphyllus, Trapa natans, Zizania aquatica.*

**Класс 2. Полегающие однолетники.** Многостебельные растения с ортотропными, но быстро полегающими в основании безрозеточными побегами. Редкая среди водных растений Московской области жизненная форма.

Виды: *Caulinia minor, Najas major*, *Zannichellia palustris.*

**Класс 3. Ползучие однолетники.** Многостебельные растения с плагиотропными безрозеточными побегами. Возможно, побеги растут ортотропно, но очень быстро полегают, что придаёт растению ползучий или простратный облик, в отличие от полегающих однолетников. В условиях пересыхающих или временных водоёмов такой

---

[19] О вегетативном размножении и сезонном развитии растения см.: Kunii, 1982; Ashton, Mitchell, 1989; Santamaría, García, 2004.

габитус могут иметь виды, которые при постоянном обводнении растут как прямостоячие однолетники (например, *Callitriche cophocarpa*, *C. palustris*).

Виды: *Callitriche hermaphroditica, Elatine hydropiper, E. triandra.*

**ТИП 2. Бескорневые растения**

Растения с редуцированными корнями. У некоторых из них развиваются геотропные побеги («ризоидные»), которые, вероятно, выполняют некоторые функции корня (см. например, Agami, Waisel, 1986; Adlassnig et al., 2005). По длительности жизни аналогично придаточнокорневым водным растениям объединены в три подтипа.

**Подтип 1. Бескорневые многолетники**

Растения, особи которых живут несколько лет. В Московской области только два вида относятся к этому подтипу. Это эпигеогенно-длиннокорневищные растения с безрозеточными побегами, стебли которых полегают, особенно быстро на течении, и погружаются в грунт.

Виды: *Ceratophyllum demersum, C. submersum.*

**Подтип 2. Бескорневые псевдооднолетники (вегетативные однолетники)**

Растения с интенсивным вегетативным размножением, дочерние особи которых живут не более 1 года, с плагиотропными безрозеточными побегами. В Московской области этот подтип представлен только видами одного рода, которые переживают неблагоприятный период года в форме турионов. Поскольку их вегетативные побеги расположены горизонтально в приповерхностном слое воды (плагиотропный рост), то все они относятся к «бескорневым ползучим псевдооднолетникам» (см. придаточнокорневые ползучие псевдооднолетники).

Виды: *Utricularia australis, U. intermedia, U. minor, U. vulgaris.*

**Подтип 3. Бескорневые однолетники**

Растения живут не более одного года и размножаются только семенами или спорами. В Московской области этот подтип представлен одним видом. Поскольку у этого свободно плавающего гидрофита развиваются плагиотропные побеги, то он относится к бескорневым ползучим однолетникам (см. придаточнокорневые ползучие псевдооднолетники).

Виды: *Salvinia natans.*

**ПОДОТДЕЛ II. Псевдоталломные растения**

Сосудистые растения, которые в результате адаптации к специфическим условиям жизни полностью или почти полностью утратили листостебельное строение. Внешне их «вегетативное тело» (листец, фронд, таллоид, таллус) напоминает «таллом» (слоевище) низших многоклеточных растений. Небольшой по численности подотдел, в котором по аналогии с листостебельными растениями выделено два типа.

**ТИП 1. Придаточнокорневые псевдоталломные растения**

Растения, корневая система которых образована придаточными корнями, возникающими на видоизменённых побегах (листец, фронд). В Московской области этот тип представлен только псевдооднолетниками, которые неблагоприятный период года переживают в форме зимующих листецов.

Виды: *Lemna gibba, L. minor, L. minuta, L. trisulca, Spirodela polyrhiza.*

**ТИП 2. Бескорневые псевдоталломные растения**

Растения с полностью редуцированными корнями. В Московской области к этому типу относятся только два вида. По длительности жизни особи – это псевдоодно-летники, которые неблагоприятный период года переживают в форме зимующих листецов.

Виды: *Wolffia arrhiza*, *W. globosa.*

## Список литературы

*Алеев Ю.Г.* 1986. Экоморфология. – Киев: Наук. думка. 424 с.

*Алексеев Ю.Е., Марков М.В.* 2008. Лужница болотная // Биологическая флора Московской области. Вып. 16. – Тула: Гриф и К. С. 176–194.

*Амалова З.Н.* 2011. Фиторазнообразие степных рек Центрального Предкавказья и проблемы его сохранения. – Автореф. дисс. … канд. биол. наук. – Ставрополь. 22 с.

*Барыкина Р.П.* 1995. Поливариантность способов естественного вегетативного размножения и расселения в семействе Ranunculaceae // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 100. № 1. С. 53–64.

*Барыкина Р.П. Гуланян Т.А., Чубатова Н.В.* 1976. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* секции *Lycoctonum* DC. в онтогенезе // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 81. № 1. С. 99–116.

*Батыгина Т.Б., Васильева В.Е.* 2002. Размножение растений: Учебник. – СПб: С.-Петерб. ун-т. 232 с.

*Белавская А.П.* 1982. Основные проблемы изучения водной растительности СССР // Бот. журн. Т. 67. С. 1313–1320.

*Белавская А.П.* 1994. Водные растения России и сопредельных государств (прежде входивших в СССР). – Л. 64 с.

*Березина Н.А., Афанасьева Н.Б.* 2009. Экология растений. – М.: Изд. центр «Академия». 400 с.

Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника. 2010. – Киров: Изд-во ВятГГУ. 419 с.

*Борисова И.В.* 1991. О понятиях «биоморфа», «экобиоморфа» и «архитектурная модель» // Бот. журн. Т. 76. № 10. С. 1360–1367.

*Булохов А.Д.* 2004. Фитоиндикация и её практическое применение. – Брянск: БГУ. 245 с.

*Быков Б.А.* 1962. Доминанты растительного покрова Советского Союза. Т. 2. – Алма-Ата: АН КазССР. 436 с.

*Быков Б.А.* 1983. Экологический словарь. – Алма-Ата: Наука. 216 с.

*Варминг Е.* 1901. Ойкологическая география растений. – М.: Тип. И.А. Баландина. 542 с.

*Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Серебрякова Т.И., Шорина Н.И.* 1988. Ботаника: Морфология и анатомия растений. – М.: Просвещение. 480 с.

*Вернадский В.И.* 1988. Философские мысли натуралиста. – М.: Наука. 519 с.

*Высоцкий Г.Н.* 1915. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Труды по приклад. бот., генет. и селекц. Т. 5. С. 1113–1464.

*Гейны С.* 1993. Жизненные формы водных макрофитов и их классификация // Макрофиты-индикаторы изменений природной среды. – Киев: Наук. думка. С. 21–28.

*Голубев В.Н.* 1973. К проблеме эволюции жизненных форм растений // Бот. журн. Т. 58. № 1. С. 3–10.

*Горышина Т.К.* 1979. Экология растений. – М.: Высш. школа. 368 с.

*Ефремов А.Н.* 2010. Телорез алоэвидный *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) в южной части Западно-Сибирской равнины (анатомо-морфологические особенности, ценотическое значение, продуктивность). – Автореф. дис. … канд. биол. наук. – Томск. 22 с.

*Жмылёв П.Ю.* 2006. Эволюция длительности жизни растений: факты и гипотезы // Журн. общ. биол. Т. 67. № 2. С. 107–119.

*Жмылёв П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А.* 2005. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. – М. 256 с.

*Жмылёв П.Ю., Гололобова М.А.* 2009. Разнообразие жизненных форм водных сосудистых растений Европейской части России // Вестник РУДН. Сер. Экология и безопасность жизнедеятельности. № 4. С. 5–15.

*Жмылёв П.Ю., Карпухина Е.А.* 1994. О вегетативных малолетниках // Успехи экологической морфологии растений и её влияние на смежные науки. – М.: Прометей. С. 12–13.

*Жмылёв П.Ю., Карпухина Е.А., Шипунова А.Г.* 2011. Вегетативные малолетники ЗБС: таксономическое, биоморфологическое и эколого-ценотическое разнообразие // Тр. Звенигород. биол. станции им. С.Н. Скадовского. Т. 5. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 86–96.

*Жмылёв П.Ю, Кривохарченко И.С., Щербаков А.В.* 1995. Семейство Рясковые // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 20–51.

*Жмылёв П.Ю., Леднёв С.А.* 2011. Биоморфологическое разнообразие водных сосудистых растений ЗБС // Тр. Звенигородской биол. станции им. С.Н. Скадовского. Т. 5. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 80–85.

*Жмылёв П.Ю., Шипунова А.Г.* 2009. Вегетативное размножение: несущественные мелочи? // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 114. №. 4. С. 3–11.

*Жукова Л.А.* 1995. Популяционная жизнь луговых растений. – Йошкар-Ола: РИИК «Ланар». 224 с.

*Зозулин Г.М.* 1961. Система жизненных форм высших растений // Ботан. журн. Т. 46. № 1. С. 3–20.

*Зозулин Г.М.* 1976. Аспекты учения о жизненных формах растений в биосферном плане // Проблемы экологической морфологии растений. – М.: Наука. С. 45–54.

*Игнатьева И.П.* 1960. Явление полицентрии у *Papaver orientale* L. // Докл. ТСХА. Вып. 53. С. 289–292.

*Катанская В.М.* 1979. Растительность водохранилищ-охладителей тепловых электростанций Советского Союза. – Л.: Наука. 279 с.

*Катанская В.М.* 1981. Высшая водная растительность континентальных водоёмов СССР. – Л.: Наука. 187 с.

*Козо-Полянский Б.М.* 1937. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. – Воронеж: Воронеж. обл. изд-во. 253 с.

*Кокин К.А.* 1982. Экология высших водных растений. – М.: Изд-во Моск. ун-та. 160 с.

*Кривохарченко И.С., Жмылёв П.Ю., Белякова Г.А.* 1995. Водокрас лягушачий // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. – М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 56–71.

*Кривохарченко И.С., Жмылёв П.Ю.* 1996. Стрелолист стрелолистный // Биологическая флора Московской области. Вып. 12. – М.: Аргус. С. 4–22.

*Кузьмичёв А.И., Краснова А.Н., Ершов И.Ю.* 2009. Структура гидрофитобиоты озёр зоны краевых оледенений Северо-Запада Европейской России // Журн. Сиб. федерал. ун-та. Биология. № 3. С. 299–312.

*Кузьмичёв А.И., Краснова А.Н , Ершов И.Ю.* 2010. Проблема экобиоморф гидрофитов // Фундаментальные медико-биологические науки и практическое здравоохранение: Сб. науч. трудов 1-й Международной телеконференции (Томск, 20 января – 20 февраля, 2010). – Томск: СибГМУ. С. 13–14.

*Культиасов И.М.* 1982. Экология растений. – М.: Изд-во Моск. ун-та. 384 с.

*Лавренко Е.М., Свешникова В.М.* 1965. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков // Журн. общ. биол. Т. 23. № 3. С. 12–37.

*Лапиров А.Г.* 1995. Рдест гребенчатый // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. – М.: Изд-во Моск. ун-та; Аргус. С. 37–55.

*Лапиров А.Г.* 2002. Основные термины и понятия гидроботаники // Бот. журн. Т. 87. № 2. С. 113–119.

*Лапиров А.Г.* 2003. Экологические группы растений водоёмов // Гидроботаника: методология, методы. – Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати». С. 5–22.

*Лапиров А.Г.* 2010. Классификация растений водоёмов и водотоков и возможность использования системы жизненных форм Х. Раункиера // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: Мат. Всерос. Науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». – Киров: Изд-во ВятГГУ. С. 152–165.

*Левин Г.Г.* 1961. Проблема индивидуальности у растений // Бот. журн. Т. 43. № 3. С. 432–447.

*Левина Р.Е.* 1981. Репродуктивная биология семенных растений. (Обзор проблемы.) – М.: Наука. 96 с.

*Лисицына Л.И., Папченков В.Г.* 2000. Флора водоёмов России. Определитель сосудистых растений. – М.: Наука. 237 с.

*Лисицына Л.И., Папченков В.Г., Артеменко В.И.* 2009. Флора водоёмов волжского бассейна. Определитель сосудистых растений. – М.: КМК. 219 с.

*Лукина Л.Ф., Смирнова Н.Н.* 1988. Физиология высших водных растений. – Киев: Наук. думка. 188 с.

*Любарский Е.Л.* 1961. Об эволюции вегетативного размножения высших растений // Бот. журн. Т. 46. № 7. С. 959–968.

*Любарский Е.Л.* 1994. Вегетативные однолетники // Успехи экологической морфологии растений. – М.: Прометей. С. 11.

*Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И.* 2001. Современная наука о растительности. – М.: Логос. 264 с.

*Нухимовский Е.Л.* 1997. Основы биоморфологии семенных растений. 1. Теория организации биоморф. – М.: Недра. 630 с.

*Папченков В.Г.* 2003. О классификации растений водоёмов и водотоков // Гидроботаника: методология, методы. – Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати». С. 23–26.

*Папченков В.Г.* 2007. Гибриды и малоизвестные виды водных растений. – Ярославль: Издат. А. Рутман. 72 с.

*Папченков В.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г.* 2003. Основные гидроботанические понятия и сопутствующие им термины // Гидроботаника: методология, методы. – Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати». С. 27–38.

*Папченков В.Г., Щербаков А.В., Лапиров А.Г.* 2007. VI Всероссийская школа-конференция по водным макрофитам // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 112. № 2. С. 84–85.

*Попченко М.И.* 2010. Методические проблемы использования системы жизненных форм растений Х. Раункиера при флористических исследованиях // Биологические типы Христена Раункиера и современная ботаника: Матер. Всерос. науч. конф. «Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера». – Киров: Изд-во ВятГГУ. С. 170–174.

*Правдин Ф.Н.* 1986. Учение о жизненных формах как общебиологическая проблема // Жизненные формы в экологии и систематике растений. – М.: МГПИ. С. 3–8.

*Пшенникова Л.М.* 2005. Водные растения российского Дальнего Востока. – Владивосток: Дальнаука. 106 с.

*Распопов И.М., Папченков В.Г., Соловьёва В.В.* 2011. Сравнительный анализ водной флоры России и мира // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 13. № 1. С. 16–27.

*Савиных Н.П.* 2003. О жизненных формах водных растений // Гидроботаника: методология, методы. – Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати». С. 39–48.

*Садчиков А.П., Кудряшов М.А.* 2005. Гидроботаника: прибрежно-водная растительность. – М.: Издат. центр «Академия». 240 с.

*Свириденко Б.Ф.* 1991. Жизненные формы цветковых гидрофитов Северного Казахстана // Бот. журн. Т. 76. № 5. С. 687–698.

*Сенянинова-Корчагина М.В.* 1967. Геофилия и её значение в сложении структуры растительного сообщества. (О целостности организма высших растений.) // Учён. зап. Ленинград. гос. ун-та. Сер. геогр. наук. № 327. Вып. 19. С. 7–96.

*Серебряков И.Г.* 1962. Экологическая морфология растений (жизненные формы покрытосеменных и хвойных). – М.: Высш. школа. 377 с.

*Серебряков И.Г.* 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3. – М.; Л.: Наука. С. 146–205.

*Серебрякова Т.И.* 1972. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники / Ботаника. Т. 1. – М.: ВИНИТИ. С. 84–169.

*Серебрякова Т.И.* 1980. Ещё раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 85. № 6. С. 75–86.

*Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Батыгина Т.Б., Шорина Н.И., Савиных Н.П.* 2006. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. – М.: ИКЦ «Академкнига». 543 с.

*Славгородский А.В.* 2002. Ключ для определения экобиоморф гидрофильных растений Центральной России // Бот. журн. Т. 87. № 3. С. 78–85.

*Тахтаджян А.Л.* 1954. Вопросы эволюционной морфологии растений. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 213 с.

*Тахтаджян А.Л.* 1966. Система и филогения цветковых растений. – М.; Л.: Наука. 610 с.

*Тимонин А.К.* 2007. Ботаника. Т. 3. Высшие растения. – М.: Изд. центр «Академия». 352 с.

*Уранов А.А.* 1965. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Т. 2. – М.; Л.: Наука. С. 251–254.

*Хохряков А.П.* 1981. Эволюция биоморф растений. – М.: Наука. 168 с.

Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). 1976. – М.: Наука. 214 с.

Ценопопуляции растений (Очерки популяционной биологии). 1988. – М.: Наука. 184 с.

*Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е., Шорина Н.И.* 2009. Биоморфология растений и её влияние на развитие экологии. – М.: МПГУ. 86 с.

*Шорина Н.И.* 1981. Строение зарослей папортника орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. – М.: Наука. С. 213–232.

*Шорина Н.И.* 2000а. Жизненная форма // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. – СПб.: Мир и семья. С. 415–420.

*Шорина Н.И.* 2000б. Вегетативное размножение // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3. Системы репродукции. – СПб: Мир и семья. С. 299–302.

*Щербаков А.В.* 1994. Классификация жизненных форм и анализ информации по региональным флорам водоёмов// Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 99. № 2. С. 70–75.

*Юрцев Б.А.* 1976. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. – М.: Наука. С. 9–44.

*Adamec L.* 1999. Turion overwintering of aquatic carnivorous plants // Carnivor. Pl. Newslet. Vol. 28. P. 19–24.

*Adamec L.* 2003. Ecophysiological characterization of dormancy states in turions of the aquatic carnivorous plant *Aldrovanda vesiculosa* // Biol. Pl. Vol. 47. P. 395–402.

*Adamec L.* 2010. Tissue mineral nutrient content in turions of aquatic plants: does it represent a storage function? // Fundam. Appl. Limnol., Arch. Hydrobiol. Vol. 176. P. 145–151.

*Adlassnig W., Peroutka M., Lambers H., Lichtscheidl I.K.* 2005. The roots of carnivorous plants // Plant and soil. Vol. 274. P. 127–140.

*Agami M., Beer S., Waisel Y.* 1986. The morphology and physiology of turions in *Najas marina* L. in Israel // Aquatic Bot. Vol. 26. P. 371–376.

*Agami M., Waisel Y.* 1986. The ecophysiology of roots in submerged vascular plants // Physiol. Vég. Vol. 24. P. 617–624.

*Aiken S.G., Walz K.F.* 1979. Turions of *Myriophyllum exalbescens* // Aquatic Bot. Vol. 6. P. 357–363.

Aquatic weeds: The ecology and management of nuisance aquatic vegetation. 1993. – Oxford Univ. Press, USA. 593 p.

*Arber A.* 1920. Water plants. A study of aquatic angiosperms. – Cambridge: Cambridge Univ. Press. 436 p.

*Ashton P.J., Mitchell D.S.* 1989. Aquatic plants: patterns and modes of invasion, attributes of invading species and assessment of control programs // Biological invasions: a global perspective. – New York: J. Wiley & Sons. P. 111–154.

*Ballesteros E., Cebrian E., Garcia-Rubies A., Alcoverro T., Font R., Font X.* 2005. Pseudovivipary, a new form of asexual reproduction in the seagrass *Posidonia oceanica* // Bot. Marina. Vol. 48. P. 175–177.

*Barrat-Segretain M.H.* 1996. Strategies of reproduction, dispersion, and competition in river plants: A review // Vegetat. Vol. 123. P. 13–37.

*Barrat-Segretain M.H., Bornette G.* 2000. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality // Hydrobiol. Vol. 421. P. 31–39.

*Barrett S.C.H., Eckert C.G., Husband B.C.* 1993. Evolutionary processes in aquatic plant populations // Aquat. Bot. Vol. 44. P. 105–145.

*Bartley M.R., Spence D.H.N.* 1987. Dormancy and propagation in helophytes and hydrophytes // Arch. Hydrobiol., Beih. Erg. Limnol. Vol. 27. P. 139–155.

*Best E.P.H., Visser H.W.C.* 1987. Seasonal growth of the submerged macrophyte *Ceratophyllum demersum* L. in mesotrophic Lake Vechten in relation to insolation, temperature and reserve carbohydrates // Hydrobiol. Vol. 148. P. 231–243.

*Blasi C., Mazzoleni S., Spada F., Stanisci A.* 1990. Life forms variability of Mediterranean sclerophyllous forests // Veget. Vol. 88. P. 93–102.

*Bloch-Petersen M., Brandt J., Olsen M.* 2006. Integration of European habitat monitoring based on plant life form composition as an indicator of environmental change and change in biodiversity // Danish J. Geogr. Vol. 106. № 2. P. 61–74.

*Box E.O.* 1996. Plant functional types and climate at the global scale // J. Veget. Sci. Vol. 7. P. 309–320.

*Braun-Blanquet J.* 1964. Pflanzensociologie. 3 Aufl. – Wien; New York: Springer. 865 p.

*Caffrey J.M., Monahan C.* 2006. Control of *Myriophyllum verticillatum* L. in Irish canals by turion removal // Hydrobiol. Vol. 570. P. 211–215.

*Cain S.A.* 1950. Life-forms and phytoclimate // Bot. Rev. Vol. 16. № 1. P. 1–32.

*Capers R.S.* 2000. A comparison of two sampling techniques in the study of submersed macrophyte richness and abundance // Aquat. Bot. Vol. 68. P. 87–92.

*Chambers P.A., Lacoul P., Murphy K.J., Thomaz S.M.* 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater // Hydrobiol. Vol. 595. P. 9–26.

*Chambers P.A., Spence D.H.N., Weeks D.C.* 1985. Photocontrol of turion formation by *Potamogeton crispus* L. in the laboratory and natural water // New Phytol. Vol. 99. P. 183–194.

*Cook C.D.K.* 1990. Aquatic plant book. – Hague: SPB Acad. Publ. 228 p.

*Cook C.D.K.* 1996. Aquatic and wetland plants of India. – London: Oxford Univ. Press. 385 p.

*den Hartog C., van der Velde G.* 1988. Structural aspects of aquatic plant communities // Vegetation of inland waters. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publ. P. 113–154.

*Duckworth J.C., Kent M., Ramsay P.M.* 2000. Plant functional types: an alternative to taxonomic plant community description in biogeography? // Progr. Phys. Geogr. Vol. 24. P. 515–542.

*Eckert C.G.* 1999. Clonal plant research: proliferation, integration, but not much evolution // Amer. J. Bot. Vol. 86. P. 1649–1654.

*Ellenberg H., Muller-Dombois D.* 1974. A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions // Aims and Methods of Vegetation Ecology. – New York: John Wiley & Sons. P. 449–465.

*Engelhardt K.A.M.* 2006. Relating effect and response traits in submersed aquatic macrophytes // Ecol. Appl. Vol. 16. P. 1808–1820.

*Eyres W.* 2009. Water chestnut (*Trapa natans* L.) infestation in the Susquehanna River watershed: population assessment, control and effects // Biological field station Oneonta, N.Y. № 44. 41 p.

*Galán de Mera A., Hagen M.A., Vicente Orellana J.A.* 1999. Aerophyte, a new life form in Raunkiaer's classification? // J. Vegetat. Sci. Vol. 10. P. 65–68.

*Garbey C., Thiébaut G., Muller S.* 2004. Morphological plasticity of a spreading aquatic macrophyte, *Ranunculus peltatus*, in response to environmental variables // Pl. Ecol. Vol. 173. P. 125–137.

*Gettys L.A.* 2009. Waterhyacinth // Biology and control of aquatic plants: A best management practices handbook. – Marietta GA., USA: Aquatic Ecosystem Restoration Foundation. P. 113–117.

*Gitay H., Noble I.R.* 1997. What are functional types and how should we seek them? // Plant functional types. – Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 122–152.

*Guo Y.H., Sperry R., Cook C.D.K., Cox P.A.* 1990. The pollination ecology of *Zannichellia palustris* L. (Zannichelliaceae) // Aquat. Bot. Vol. 38. P. 341–356.

*Hutchinson G.E.* 1975. A treatise on limnology. Vol. 3. Limnological botany. – New York, London, Sydney, Toronto: J. Wiley & Sons. 660 p.

*Hogarth P.* 2007. The biology of mangroves and seagrasses. – Oxford; New York: Oxford Univ. Press. 273 p.

*Ito Y., Ohi-Toma T., Murata J., Tanaka N.* 2010. Hybridization and polyploidy of an aquatic plant, *Ruppia* (Ruppiaceae), inferred from plastid and nuclear DNA phylogenies // Amer. J. Bot. Vol. 97. P. 1156–1167.

*Ito Y., Tanaka N.* 2011. Hybridisation in a tropical seagrass genus, *Halodule* (Cymodoceaceae), inferred from plastid and nuclear DNA phylogenies // Telopea. Vol. 13. P. 219–231.

*Jian Y., Li B., Wang J., Chen J.* 2003. Control of turion germination in *Potamogeton crispus* // Aquat. Bot. Vol. 75. P. 59–69.

*Johansson M.E.* 1993. Factors controlling the population dynamics of the clonal helophyte *Ranunculus lingua* // J. Veget. Sci. Vol. 4. P. 621–632.

*Kadono Y.* 1984. Comparative ecology of Japanese *Potamogeton*: an extensive survey with special reference to growth form and life cycle // Jap. J. Ecol. Vol. 34. P. 161–172.

*Klimešová J., Klimeš L.* 1997. Clonal plants: phylogeny, morphology and ecology // Biol. List. Vol. 62. P. 241–263.

*Krumbiegel A.* 1998. Growth forms of annual vascular plants in central Europe // Nord. J. Bot. Vol. 18. P. 563–575.

*Kukshal S., Nautiyal B.P., Anthwal A., Sharma A., Bhatt A.B.* 2009. Phytosociological investigation and life form pattern of grazing lands under pine canopy in temperature zone, Northwest Himalaya, India // Res. J. Bot. Vol. 4. P. 55–69.

*Kunii H.* 1982. Life cycle and growth of *Potamogeton crispus* L. in a Shallow Pond, Ojaġa-ike // Bot. Mag. Tokyo. Vol. 95. P. 109–124.

*Kunii H.* 1993. Rhizome longevity in two floating-leaved aquatic macrophytes, *Nymphaea tetragona* and *Brasenia schreberi* // J. Aquat. Pl. Manag. Vol. 31. P. 94–98.

*Kuo J., den Hartog C.* 2006. Seagrass morphology, anatomy and ultrastructure // Seagrasses: biology, ecology and conservation. – Dordrecht: Springer. P. 51–87.

*Lacoul P., Freedman B.* 2006. Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems // Environ. Rev. Vol. 14. P. 89–136.

*Lancar L., Krake K.* 2002. Aquatic weeds and their management. – International commission on irrigation and drainage. 65 p.

*Landolt E.* 1986. The family of Lemnaceae – a monographic study. Biosistematic investigations in family of duckweeds (Lemnaceae). – Zurich: Veroff. Geobot. Inst. ETH. 556 p.

*Larson D.W.* 2001. The paradox of great longevity in a short-lived tree species // Exper. Geront. Vol. 36. P. 651–673.

*Les D.H., Cleland M.A.* 1997. Phylogenetic studies in Alismatidae, II: Evolution of marine Angiosperms (seagrasses) and hydrophily // Syst. Bot. Vol. 22. P. 443–463.

*Les D.H., Philbrick C.T.* 1993. Studies of hybridization and chromosome number variation in aquatic Angiosperms: evolutionary implications // Aquat. Bot. Vol. 44. P. 181–228.

*Li W., Wang B., Wang J.* 2006. Lack of genetic variation of an invasive clonal plant *Eichhornia crassipes* in China revealed by RAPD and ISSR markers // Aquat. Bot. Vol. 84. P. 176–180.

*Martín-Closas C.* 2003. The fossil record and evolution on freshwater plants: a review // Geol. Acta. Vol. 1. № 4. P. 315–338.

*Meeûs T., Prugnolle F., Agnew P.* 2007. Asexual reproduction: Genetics and evolutionary aspects // Cell. Mol. Life Sci. Vol. 64. P. 1355–1372.

*Moody A., Diggle P.K., Steingraeber D.A.* 1999. Developmental analysis of the evolutionary origin of vegetative propagules in *Mimulus gemmiparus* (Scrophulariaceae) // Amer. J. Bot. Vol. 86. P. 1512–1522.

*Naqinezhad A., Attar F., Jalili A., Mehdigholi K.* 2010. Plant biodiversity of wetland habitats in dry steppes of Central Alborz Mts., N. Iran // Austral. J. Bas. Appl. Sci. Vol. 4. P. 321–333.

*Newton R.J., Shelton D.R., Disharoon S., Duffey J.E.* 1978. Turion formation and germination in *Spirodela polyrhiza* // Amer. J. Bot. Vol. 65. P. 421–428.

*Orive M.E.* 2001. Somatic mutations in organisms with complex life histories // Theor. Populat. Biol. Vol. 59. P. 235–249.

*Pieterse A.H.* 1981. *Hydrilla verticillata* – a review // Abstr. Trop. Agric. Vol. 7. P. 9–34.

*Peterson D.E., Lee C.* 2005. Aquatic plants and their control. – Kansas State Univ. 12 p.

*Perleberg D., Loso S.* 2010. Aquatic vegetation of Florida Lake. – Minnesota Dept. Nat. Res., Ecol. Res. Divis., 1601 Minnesota Drive, Brainerd, MN. 13 p.

*Pitelka L.F., Ashmun J.W.* 1985. Physiology and integration in clonal plants // Population biology and evolution of clonal organisms. – New Haven: Yale Univ. Press. P. 339–435.

*Piqueras J., Klimeš L., Redbo-Torstensson P.* 1999. Modeling the morphological response to nutrient availability in the clonal plant *Trientalis europaea* L. // Pl. Ecol. Vol. 141. P. 117–127.

*Puijalon S., Bouma T.J., van Groenendael J., Bornette G.* 2008. Clonal plasticity of aquatic plant species submitted to mechanical stress: escape versus resistance strategy // Ann. Bot. Vol. 102. P. 989–996.

*Rascio N.* 2002. The underwater life of secondarily aquatic plants: some problems and solutions // Crit. Rev. Pl. Sci. Vol. 21. P. 401–427.

*Raunkiaer C.* 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. – Oxford: Clarendon Press. 632 p.

*Raunkiaer C.* 1937. Plant life forms. – Oxford: Clarendon Press. 104 p.

*Ren M.X., Zhang Q.G.* 2007. Clonal diversity and structure of the invasive aquatic plant *Eichhornia crassipes* in China // Aquatic Bot. Vol. 87. P. 242–246.

*Salisbury E.J.* 1942. The reproductive capacity of plants. Quantitative biology. – London: Bell. 244 p.

*Salomonson A.* 1996. Interactions between somatic mutations and plant development // Pl. Ecol. Vol. 127. P. 71–75.

*Sammul M., Kull T., Kull K., Novoplansky A.* 2008. Generality, specificity and diversity of clonal plant research // Evol. Ecol. Vol. 22. P. 273–277.

*Santamaría L.* 2002. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small-scale heterogeneity in a stressful environment // Acta Oecol. Vol. 23. P. 137–154.

*Santamaría L., García A.I.L.* 2004. Latitudinal variation in tuber production in an aquatic pseudo-annual plant, *Potamogeton pectinatus* // Aquat. Bot. Vol. 79. P. 51–64.

*Sastroutomo S.S.* 1981a. Germination of turions in *Potamogeton berchtoldii* // Bot. Gaz. Vol. 142. №. 4. P. 454–460.

*Sastroutomo S.S.* 1981b. Turion formation, dormancy and germination of curly pondweed, *Potamogeton crispus* L. // Aquat. Bot. Vol. 10. P. 161–173.

*Scremin-Dias E.* 2009. Tropical aquatic plants: morphoanatomical adaptations // Encyclopedia of tropical biology and conservation management. Vol. 1. – Paris: UNESCO/EOLSS. P. 84–132.

*Sculthorpe C.D.* 1967. The biology of aquatic vascular plants. – London: Edward Arnold Ltd. 610 p.

*Semenova G.V., van der Maarel E.* 2000. Plant functional types – a strategic perspective // J. Veg. Sci. Vol. 11. P. 917–922.

*Smart R.M., Dick G.O.* 1999. Propagation and establishment of aquatic plants: a handbook for ecosystem restoration projects. – Washington, DC: U.S. Army Corps Engin. 27 p.

*Smith T.M., Shugart H.H., Woodward F.I., Burton P.J.* 1993. Plant functional types // Vegetation dynamics and global change. – New York: Chapman et Hall. P. 272–292.

*Spencer D.F., Ksander G.G.* 1991. Comparative growth and propagule production by *Hydrilla verticillata* grown from axillary turions or subterranean turions // Hydrobiol. Vol. 222. P. 153–158.

*Stuefer J.F., Erschbamer B., Huber H., Suzuki J.* 2002. The ecology and evolutionary biology of clonal plants: an introduction to the proceedings of *Clone-2000* // Evol. Ecol. Vol. 15. P. 223–230.

*Tiner R.W.* 1991. The concept of a hydrophyte for wetland identification // BioSci. Vol. 41. № 4. P. 236–247.

*Thompson F.L., Eckert C.G.* 2004. Trade-offs between sexual and clonal reproduction in an aquatic plant: experimental manipulations *vs*. phenotypic correlations // J. Evol. Biol. Vol. 17. P. 581–592.

*Tolvanen A., Siikamäki P., Mutikainen P.* 2004. Population biology of clonal plants: foreword to the proceedings from the 7th clonal plant workshop // Evol. Ecol. Vol. 18. P. 403–408.

*Tsuchiya T.* 1991. Leaf life span of floating-leaved plants // Veget. Vol. 97. P. 149–160.

*Van T.K., Steward K.K.* 1990. Longevity of monoecious *Hydrilla* propagules // J. Aquat. Pl. Manage. Vol. 28. P. 74–76.

*Vymazal J., Kröpfelová L.* 2008. Wastewater treatment in constructed wetlands with horizontal sub-surface flow. – Dordrecht: Springer. 566 p.

*Wang H., Dilcher D.L.* 2006. Aquatic Angiosperms from the Dakota formation (Albian, Lower Cretaceous), Hoisington III locality, Kansas, USA // Int. J. Pl. Sci. Vol. 167. P. 385–401.

*Watt S.C.L., García-Bertou E., Vilar L.* 2007. The influence of water level and salinity on plant assemblages of a seasonally flooded Mediterranean wetland // Pl. Ecol. Vol. 189. P. 71–85.

*Willby N.J., Abernethy V.J., Demars B.O.L.* 2000. Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization // Freshwater Biol. Vol. 43. P. 43–74.

*Wolfer S.R.* 2008. Clonal architecture and patch formation of *Potamogeton perfoliatus* L. in response to environmental conditions. – Thesis, Wageningen Univ. 120 p.

*Wolfer S.R., Straile D.* 2004. Spatio-temporal dynamics and plasticity of clonal architecture in *Potamogeton perfoliatus* // Aquat. Bot. Vol. 78. P. 307–318.

World atlas of seagrasses. 2003. – Berkeley: Univ. California Press. 298 p.

# БИОМОРФОЛОГИЯ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ ЗОНТИЧНЫХ (на примере родов *Sium* L., *Berula* W.D.J. Koch, *Cicuta* L., *Oenanthe* L.)

*С.Е. Петрова*

Petrova S.E. BIOMORPHOLOGY OF SEMI-AQUATIC UMBELLIFERAE AS EXAMPLIFIED BY *SIUM* L. *BERULA* W.D.J. KOCH, *CICUTA* L. AND *OENANTHE* L. In the present study, we revealed a spectrum of biomorphological variability among semi-aquatic members of the family Umbelliferae (genera *Sium*, *Berula*, *Cicuta*, *Oenanthe*). We described the main structural features and development of various habits: • vegetative short lived soboliferous (*S. latifolium*), stoloniferous (*B. erecta*, *Oe. javanica*) or bearing root tubers (*S. sisaroideum*, *Oe. crocata*, *C. maculata* etc.) perennials with adventitious root system, • oligocarpic perennials with short rhizome (*C. virosa*) and • monocarpic annuals or biennials with adventitious root system (*Oe. aquatica*).

The genera examined are predominantly vegetative short lived and bearing root tubers perennials with thickened adventitious roots.

The species covered by this study possess similar mechanisms of colonization of semi-aquatic habitats. The main pathways of structural adaptation are acceleration of shoot life cycle, decreasing of dormancy period of renovation buds, fast rooting and separation of replacement shoots, formation of thickened adventitious roots, enhancing of vegetative mobility via stolon formation, heterophylly and reduction of leaf blades.

Жизненные формы земноводных и водных растений давно привлекали внимание исследователей. Однако до сих пор не существует более или менее удовлетворительной системы типов структурной организации гидрофитов. В связи с этим одной из актуальных проблем остаётся изучение механизмов адаптации и спектров биоморф при переходе представителей различных таксонов цветковых растений к водному образу жизни.

Особого внимания заслуживает семейство Umbelliferae. По последним молекулярным данным, основанным на анализе последовательностей psbl-5' trnK$^{(UUU)}$ хлоропластной ДНК и ITS ядерной рибосомальной ДНК, земноводные зонтичные оказались близкородственными таксонами, составив единую кладу с высоким уровнем поддержки (Downie et al., 2008). Это позволило объединить их в самостоятельную трибу Oenantheae, насчитывающую на данный момент около 17 родов и 114 видов. В «ядро» группы входят: типовой для трибы род *Oenanthe* L., распространённый преимущественно в восточном полушарии; роды *Berula* W.D.J. Koch, *Cicuta* L., *Cryptotaenia* DC., *Helosciadium* W.D.J. Koch, *Sium* L., австрало-азиатский *Lilaeopsis* Greene, а также североамериканские роды *Neogoezia* Hemsl., *Oxipolis* Raf. и *Ptilimnium* Raf. Интересно, что формальное вычленение представителей с гидрофильным обликом, населяющих характерные околоводные биотопы, даже принадлежащих к отдалённым родам, и помещение их в трибу Oenantheae затем нашло подтверждение молекулярно-генетическим анализом. С другой стороны, согласно ряду молекулярных деревьев, в трибу попадают и виды, не обладающие подобными чертами строения (например, *Bifora americana* (Downie et al., 2008)).

Противоречия в систематике и важность экологического фактора при описании трибы Oenantheae заставляют уделять пристальное внимание структурным особенностям вегетативной сферы прибрежно-водных зонтичных, тем более что, несмотря на многочисленность и достоверность молекулярных данных, информация биомор-

фологического характера, подтверждающая тесное родство таксонов, почти отсутствует. Перед нами встала задача установить спектр биоморфологического разнообразия среди земноводных представителей семейства, выявить черты сходства в строении их вегетативных органов и определить, следствием каких адаптационных механизмов они являются. В проведённом исследовании акцент сделан на структурных признаках гидрофильных зонтичных из родов, широко распространённых на территории России.

## Материалы и методы

Для исследования были выбраны представители 4 родов: *Sium*, *Berula*, *Cicuta*, *Oenanthe*. Растения изучали на протяжении ряда лет в различных областях Средней России (Тверской, Московской, Калужской, Воронежской) и на Дальнем Востоке (г. Владивосток), а также анализировали гербарные образцы из собраний Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (МГУ) (MW), Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) и ряда региональных гербариев (IRKU, IBIW). Экземпляры *Sium medium* были привезены сотрудниками Ботанического сада МГУ в 2010 г. из Киргизии (Чуйская обл., Киргизский хребет, ущелье реки Иссык-Ата). Дополнительные наблюдения за некоторыми видами (*S. medium*, *S. sisaroideum*) проводили в питомнике Ботанического сада МГУ.

## Результаты исследования

***Sium*.** По разным данным, к роду относят от 10 (Шишкин, 1950) до 14 (Флора.., 2004; Pimenov, Leonov, 1993) видов. Ареал рода охватывает в основном континенты Старого света (единственный представитель встречается также в Северной Америке). Все виды тяготеют к прибрежно-водной среде обитания, произрастают по берегам водоёмов, на болотах, заболоченных лугах, нередко частично погружены в воду. Получить чёткое представление о биоморфологической специфике поручейников по имеющимся в гербариях образцам, а также по описаниям видов в региональных «Флорах» не представляется возможным. Наблюдения за растениями в природе показали, что все они являются кистекорневыми вегетативными малолетниками. Под вегетативными малолетниками мы понимаем вслед за Г.Н. Высоцким (1915) растения, у которых материнские экземпляры, дав новое вегетативное поколение, вскоре отмирают. В качестве модельных видов, представляющих конкретные жизненные формы, были выбраны *S. latifolium* L., *S. sisaroideum* DC. и *S. medium* Fisch. et C.A. Mey. *S. latifolium* встречается на всей территории Европы, в Сибири, на Кавказе и в Средней Азии; *S. sisaroideum* – преимущественно среднеазиатский вид, в Восточной Европе и Западной Сибири распространён в южных регионах; *S. medium* является эндемиком Центральной Азии (Шишкин, 1950, 1951). Особенности биоморф и диапазон пластичности прослежены в онтогенезе растений.

*S. latifolium* – гелофит, нередко заходит в воду на глубину до 30 – 60 см, однако способен неплохо развиваться и в исключительно наземных условиях; как правило, приурочен к берегам стариц, где избыток влаги сохраняется в течение всего вегетационного сезона. Для *S. latifolium* характерно наличие полурозеточных генеративных побегов, в основании которых имеются укороченные подземные метамеры с почками возобновления, и многочисленных ди- и триморфных придаточных корней.

Возобновление и вегетативное размножение осуществляются двояко: за счёт базальных пазушных почек главного побега и посредством корневых отпрысков. Становление биоморфы у *S. latifolium* происходит следующим образом.

Семена прорастают в июне – августе, из апикальной почки зародыша развивается розеточный побег, к концу вегетационного сезона он включает 5–9 листьев, в пазухах которых имеются почки возобновления. Особи семенного происхождения полностью отмирают, как правило, на первом же году жизни, так и не достигнув зрелости (Донцова, 1953). К началу отмирания материнского побега почки возобновления переходят в фазу активного роста, формируют укороченные, реже полурозеточные побеги и обильную корневую систему и вскоре начинают независимый образ жизни. Такие вновь образованные дочерние особи по сути полностью замещают отмирающее материнское растение; если в рост трогается несколько базальных почек, то происходит не только возобновление, но и вегетативное размножение. Особи вегетативного происхождения имеют моно- и дициклические побеги и обычно быстро переходят к цветению. Однако независимо от того, успевают они завязать плоды в текущем году или нет, все их надземные и подземные органы начинают отмирать в конце вегетационного сезона. Возобновление происходит за счёт нового вегетативного поколения дочерних особей, образующихся к этому времени из почек возобновления и повторяющих жизненный цикл предыдущих. Такой тип онтогенеза сходен с развитием замещающих двулетников или вегетативных однолетников (характерным для ряда луковичных и клубнелуковичных растений, например, *Colchicum speciosum* Stev. (Шорина, 1967)).

В размножении *S. latifolium* корневыми отпрысками большое значение играют экологические условия произрастания, структура корней и степень разветвлённости надземных органов. Особенно обильно придаточные почки на корнях закладываются у растений с повреждённым надземным побегом, а также у особей, произрастающих на удалённых от русла более сухих и разрежённых участках поймы (при влажности почвы около 70% от общей влагоёмкости); у погружённых в воду растений корневые отпрыски нами не выявлены. Придаточная корневая система *S. latifolium*, берущая на себя функцию размножения и горизонтального расселения вегетативных диаспор, начинает формироваться на самых ранних этапах онтоморфогенеза побега, и уже тогда на корнях можно видеть небольшие бугорки – придаточные почки. В процессе дальнейшего роста и развития особей происходит дифференциация корней: базальные либо сильно утолщаются, накапливая продукты ассимиляции (при этом нередко они располагаются горизонтально в субстрате), либо остаются тонкими грунтовыми поглощающими; на узлах погружённых в воду метамеров цветоносных побегов развиваются особые «подводные» корни, выполняющие не только функцию опоры, но также аэрации и обмена веществ. Полностью сформированные придаточные почки встречаются преимущественно на утолщённых горизонтальных корнях, однако Rauh (1937) отмечает их и на «подводных». Вегетативная подвижность за счёт интенсивной реализации корневых отпрысков в полной мере проявляется лишь у растений с повреждёнными цветоносными побегами. Восходящие побеги корневых отпрысков имеют – в зависимости от положения несущих корней относительно поверхности почвы – более или менее удлинённую подземную часть с редуцированными листьями и надземную, образующую розетку с нормально развитыми листьями ювенильного типа. Плагиотропные участки корней и корневых от-

прысков быстро перегнивают, а отделившиеся побеги нередко формируют вторичную стержнекорневую систему. Такие растения становятся похожими на особи семенного происхождения и могут быть ошибочно за них приняты. При переменном увлажнении корневые отпрыски обычно сильно варьируют по длине междоузлий и ориентации побегов в пространстве.

*S. sisaroideum* – гигрофит, не заходящий в воду прибрежный вид; в отличие от *S. latifolium* занимает более высокие места поймы, обычен на участках конечного перехода стариц в ровное плато. Для него характерно наличие полурозеточных или удлинённых моно- и дициклических или с неполным циклом развития побегов и утолщённых придаточных корней. В целом онтогенез сходен с тем, что наблюдается у *S. latifolium*, однако придаточные почки на корнях не образуются, весь резерв запасных питательных веществ сохраняется в придаточных корнях, которые приобретают характер корневых шишек, и используется только на развитие цветоносного побега и базальных почек возобновления. В ходе онтогенеза формирование типичной для *S. sisaroideum* биоморфы происходит по-разному.

На ранних этапах онтогенеза развивается укороченный главный побег. В процессе открытого роста он либо сохраняет розеточную структуру до конца вегетации, либо вследствие быстрого интеркалярного и линейного разрастания преобразуется в полурозеточный или удлинённый. Такие побеги либо зацветают на первом году жизни, либо, не проходя полного цикла развития, отмирают в конце вегетационного сезона; иногда (как правило, у особей с исходно розеточными побегами) цветение происходит на второй год, после чего все надземные органы растения отмирают. В любом случае в дальнейшем возобновление осуществляется так же, как и у *S. latifolium*, за счёт почек в пазухах семядолей и нижних листьев.

В процессе возобновления и вегетативного размножения важную роль играют подземные органы, однако, как уже было отмечено, в отличие от корнеотпрыскового *S. latifolium* у *S. sisaroideum* их значение связано преимущественно с функцией накопления питательных веществ. У растений семенного происхождения основными органами запасания являются гипокотиль, переходящий в короткий главный корень, и мощные гипокотильные придаточные корни. В ходе развития главного побега в основании пазушных почек происходит заложение и интенсивное образование придаточных корней, которые вскоре веретеновидно или булавовидно утолщаются, превращаясь в корневые шишки. Возникающая таким образом структура почка-корни, развивающаяся затем в побег с собственной корневой системой, – фактически способная к самостоятельной жизни вегетативная диаспора, которая после отмирания материнского растения полностью его замещает. Как и у *S. latifolium*, такие диаспоры в дальнейшем дают начало нескольким новым (как правило, немногочисленным) сменяющим их особям, повторяющим жизненный цикл предыдущих, и таким образом обеспечивают вегетативное размножение. Значительного увеличения площади расселения при этом не происходит, так как вновь образовавшиеся раметы находятся в непосредственной близости друг от друга. Однако отмирание подземных органов – утолщённых придаточных корней и базальных метамеров – наступает несколько позже, чем надземных органов: только после полного истощения в них питательных веществ. Наличие более долговечных подземных органов позволяет (особенно в относительно сухих условиях) боковым побегам замещения и вегетативного размножения, даже имеющим обильно развитую автономную придаточную

корневую систему, относительно длительное время сохранять взаимосвязь. При этом растения по внешнему виду становятся похожими на моноцентрические симподиально возобновляющиеся короткокорневищные многолетники, и только способность к быстрой дезинтеграции указывает на сложную природу такой особи. Экспериментальное укоренение участка цветоносного побега, помещённого горизонтально в сильно увлажнённую почву, также показало, что все пазушные почки зоны торможения и даже боковые паракладии синфлоресценции способны к быстрому формированию собственной корневой системы из утолщённых придаточных корней, отделению и дальнейшей самостоятельной жизни.

Характеризуя варианты развития жизненной стратегии вегетативного малолетника, столь распространённой среди представителей рода *Sium*, следует также отметить одну из крайних форм её проявления, а именно – образование многочленного компактного клона, отмеченное нами у отдельных экземпляров *S. medium*. В типе *S. medium*, обитающий на болотах, по берегам водоёмов и на сырых лугах, имеет во многом сходную с *S. sisaroideum* биоморфу, но у отдельных изученных нами экземпляров, произрастающих на каменистом берегу горной реки Иссык-Ата (Чуйская обл., Киргизский хребет), была обнаружена ярко выраженная клональная форма существования вида. Образование клона *S. medium* происходит благодаря многократному вегетативному возобновлению и размножению исходно одного семенного растения посредством укореняющихся и легко отделяющихся базальных побегов, развивающихся из пазушных почек возобновления. Ежегодно число замещающих особей прогрессивно увеличивается. В результате клон становится многочленным и может включать до 10–15 рамет. Перемещение вегетативных диаспор в горизонтальном направлении ограничено, поэтому клон представляет собой очень плотное, компактное образование, в котором особи тесно прижаты друг к другу; небольшие пространства между ними заполнены отмершими остатками и частицами мелкозёма. В отличие от двух вышеописанных видов запасные вещества у каждой отдельной особи клона *S. medium* концентрируются не только в корнях, но и в базальных междоузлиях дициклических побегов, результатом чего является формирование укороченных клубневидно утолщённых базальных метамеров, сохраняющихся не один год. Именно за счёт этих более долговечных метамеров (резидов) многочисленные почки возобновления и молодые побеги нового поколения на первых этапах развития сохраняют связь с материнским растением, получая из него необходимые для дальнейшего развития питательные вещества; однако после полного истощения утолщённых базальных приростов наступает дезинтеграция особи, и всё растение приобретает характер клона.

На основании полученных данных можно говорить о широком распространении в роде *Sium* биоморфы кистекорневого вегетативного малолетника. Анализ онтогенеза и структурной пластичности растений позволяет выделить среди изученных видов две её модели: корнеотпрысковую (*S. latifolium*) и корнеклубневую (*S. sisaroideum*); крайней формой проявления эколого-ценотической стратегии вегетативного малолетника является образование компактного клона (*S. medium*). Корнеотпрысковость у *S. latifolium* вторична, так как для этого вида, как и для других изученных видов, наиболее обычно вегетативное размножение посредством укореняющихся и быстро реализующихся пазушных почек. Формирование придаточных почек на корнях, вероятно, явилось дополнительным путём приспособления к переменным усло-

виям прибрежно-водной среды, где шансы на длительную сохранность и успешное прорастание семян понижаются, и возникает необходимость в усилении вегетативной подвижности для успешного захвата пространства и расселения. Чёткое разграничение жизненных форм в пределах рода надо признать, однако, условным, так как изучение растений из разных точек ареала и местообитаний показывает значительную вариабельность формы корней и резид, степени их утолщения, направления роста и времени разрушения в зависимости от конкретных экологических условий. В частности, у всех трёх видов в типе могут формироваться утолщённые придаточные корни, однако как определяющий биоморфу признак корневые шишки выявлены нами только у *S. sisaroideum*. Так, у *S. latifolium* часть пластических веществ, накопленных в корнях, расходуется на формирование корневых отпрысков, а у *S. medium* запасные продукты откладываются также в основании побега, что и приводит к не столь мощному утолщению у них собственно придаточных корней. Однако в природе и у *S. sisaroideum* не всегда возникают типичные корне-клубни, максимальных размеров они достигают лишь в селекционной культуре.

Важное значение при описании жизненной формы земноводных зонтичных, в частности, представителей рода *Sium*, играет строение их листьев; в систематике эту особенность нередко рассматривают как диагностический признак трибы Oenantheae. У всех видов рода *Sium* листья непарноперистосложные с крупными, часто располагающимися перпендикулярно плоскости рахиса листочками. У наиболее тесно связанного с водной средой *S. latifolium* адаптация выражается в гетерофиллии, когда погружённые в воду листовые пластинки становятся тонкими сильно расчленёнными, а также в редукции нижних листочков, от которых на черешке остаются только узлы-септы; у *S. medium* гетерофиллия не выражена, но на черешке имеются 1–2 септы. Типичному гигрофиту *S. sisaroideum* гетерофиллия и редукция листовых пластинок вообще не свойственны.

***Berula*** – род, наиболее близкий к *Sium*, космополитный, монотипный с единственным представителем – *Berula erecta* (Huds.) Coville (согласно последним данным молекулярной систематики, насчитывает до 6 видов (Spalik et al., 2009)). *B. erecta* обитает непосредственно в воде, на мелководьях чистых рек и ключевых ручьёв; встречаются и наземные экоформы (Glück, 1911). Представляет собой столонообразующий вегетативный малолетник с полурозеточными дициклическими репродуктивными побегами, плавающими на поверхности воды (водная экоформа) или подземными (наземная экоформа) столонами. Каждый столон состоит из 2–5 метамеров, включающих удлинённые междоузлия, редуцированные листья, пазушные почки и многочисленные придаточные корни. На верхушке столона образуется розетка листьев, из пазухи её нижнего листа развивается побег возобновления следующего порядка. Одновременно могут раскрываться почки редуцированных листьев, из которых образуются новые столоны, обеспечивающие ветвление материнского столона. Все они представляют собой недолговечные пазушные гемиплагиотропные побеги, обеспечивающие горизонтальный захват поверхности, вегетативное размножение, расселение и возобновление растения. В целом модель столонообразующего вегетативного малолетника, характерная для *B. erecta*, является одной из наиболее распространённых в линии специализации цветковых растений к водной среде обитания.

Листья *B. erecta* напоминают таковые представителей рода *Sium*. Они непарноперистосложные с длинным цилиндрическим черешком, на котором ближе к сере-

дине, как правило, заметна одна септа; реже в этом месте сохраняются сильно редуцированные боковые листочки. Несмотря на частый контакт с водой гетерофиллия у большинства евроазиатских растений не обнаружена. Имеются сведения о формировании сильно расчленённых пластинок у ряда особей из североамериканских популяций (Spalik, Downie, 2009).

***Cicuta* L.** К этому роду относят от 4 (Mulligan, 1980; Lee, Downie, 2006) до 8 (Флора.., 2004; Pimenov, Leonov, 1993) видов, из которых 3 (7) встречаются исключительно в Северной Америке, а один – *C. virosa* L. также в Евразии. Для большинства видов характерна жизненная форма корнеклубневого вегетативного малолетника (*C. douglasii* (DC.) J.M. Coult. et Rose, *C. maculata* L.), описанная выше на примере *Sium sisaroideum*. В качестве представителя ещё одной модели биоморф земноводных зонтичных можно рассмотреть *C. virosa*. Это широко распространённое в Евразии растение встречается по всей территории России, в Европе, Средней Азии, Монголии и Японии. Некоторые исследователи отмечают его для США и южных районов Канады (Mulligan, 1980). Обитает на болотах, по берегам рек и озёр, в заболоченных лесах. Жизненную форму *C. virosa* можно отнести к короткокорневищным многолетним олигокарпикам с ди-полициклическими полурозеточными побегами и ди-триморфными придаточными корнями. Органами запасания служат многолетние сильно утолщённые корневища, регулярно отмирающие с базального конца. Такие корневища формируются уже на ранних этапах онтогенеза вследствие интенсивного отложения крахмала в нижних междоузлиях молодого розеточного побега. В дальнейшем прирост корневища осуществляется за счёт сохраняющихся метамеров ежегодно моноподиально нарастающего главного побега, несущего пазушные почки. Реализация последних приводит к ветвлению корневища. Придаточные корни на погружённых в грунт участках корневища диморфные: толстые запасающие и тонкие поглощающие, на удлинённых репродуктивных побегах частично погружённых в воду растений формируются особые сильно разветвлённые («подводные») корни, выполняющие функцию опоры, аэрации и поглощения, иногда в них обнаруживают хлоропласты. Ежегодная естественная дезинтеграция и интенсивное вегетативное размножение, типичные для рода *Sium*, по-видимому, не свойственны *C. virosa*. Однако обитание на мелководьях или в полупогружённом состоянии в водоёмах со значительным течением нередко ведёт к вынужденному отделению вегетативных диаспор. Так, боковые ветви, а также верхушки корневищ при быстром течении или во время половодья нередко отламываются и в толще воды переносятся на значительные расстояния. При падении уровня воды в реках они оседают на подушку из растительного материала, укореняются и начинают новый цикл развития. Не исключена возможность и более регулярного «почко-корневого» вегетативного размножения растения по типу вегетативных малолетников, описанных на примере рода *Sium*.

Адаптивная специализация листьев у представителей рода *Cicuta* заключается в изменении размеров и формы элементов листа в зависимости от воздушно-водных условий развития: и хотя типичная гетерофиллия видам не свойственна, у водных экоформ элементы дважды-, триждыперистосложных листьев значительно длиннее и у́же, чем у наземных экземпляров (Захарьин, 1941; Glück, 1911).

***Oenanthe.*** Один из наиболее многочисленных родов земноводных зонтичных, насчитывающий, по разным источникам, около 35–40 видов (Шишкин, 1950; Фло-

ра.., 2004; Pimenov, Leonov, 1993), типовой для выделенной по молекулярным данным трибы Oenantheae. Среди омежников встречаются представители с уже описанными выше моделями биоморф, наиболее распространены вегетативные малолетники с утолщёнными придаточными корнями (Pätzmann, 1980), рассмотренные нами на примере *Sium sisaroideum*. Так, у *Oe. crocata* L. равномерно веретеновидно утолщённые придаточные корни представляют собой типичный пример корнеклубней, или корневых шишек; у *Oe. pimpinelloides* L. и ряда других видов придаточные корни разрастаются неравномерно, образуя на всём протяжении лишь локальные вздутия. У *Oe. fistulosa* L., помимо утолщённых корней, развиваются также пазушные столоны. Дальневосточный вид *Oe. javanica* DC. является, как и *Berula erecta*, столонообразующим вегетативным малолетником.

Наибольший интерес представляет *Oe. aquatica*, обладающий в типе жизненной формой кистекорневого (кисте-стержнекорневого) одно-двулетнего монокарпика. Этот евроазиатский вид обитает в воде медленно текущих и стоячих водоёмов, по берегам рек, болот, озёр и прудов, на сырых лугах и в заболоченных лесах. Изучение растения в природе выявило его значительную пластичность в зависимости от экологических условий произрастания и возможность реализации программы онтоморфогенеза различных биоморф (Петрова, Барыкина, 2010). В зависимости от сроков прорастания семян *Oe. aquatica* может быть озимым однолетником или двулетником. Обычно после созревания плодов растение целиком отмирает, чаще всего такой тип онтогенеза встречается у растений мелководий медленно текущих и стоячих водоёмов. Корневая система в норме состоит преимущественно из придаточных корней: базальных – утолщённых запасающих, нередко проявляющих контрактильность, тонких питающих и опорных «подводных» корней, располагающихся на всех погружённых метамерах удлинённых побегов; нередко сохраняется и главный корень.

На низинных болотах, а также во временных водоёмах омежник проявляет значительную структурную пластичность. Так, нередко при понижении уровня воды или пересыхании водоёмов у начавших развиваться под водой растений базальные боковые побеги, отрастающие из почек нижних метамеров главной оси, полегают, укореняются и приобретают характер олиственных столонов. В случае полегания главного побега его нижние метамеры начинают быстро отмирать, а интенсивно образующиеся придаточные корни на всё более удалённых от основания узлах позволяют растению сохранять плагиотропное положение; фактически так осуществляется переход к ползучей биоморфе. Одним из вариантов полиморфизма развития может быть удлинение большого жизненного цикла *Oe. aquatica* за счёт укоренения и последующего отделения укороченных боковых и верхушечных метамеров таких столоновидных или ползучих побегов. Во влажном субстрате такие метамеры, как и у поручейников, быстро формируют утолщённые междоузлия, запасающие корни и пазушные почки возобновления, которые успешно реализуются лишь на следующий год.

В роде *Oenanthe* хорошим индикатором воздушно-водных условий развития является, как и у некоторых представителей рода *Sium*, строение листьев. В частности, у *Oe. aquatica* ярко выражена гетерофиллия: подводные листья тонкие, мягкие, многократно перисторасчленённые на узкие линейные элементы; надводные – более толстые, жёсткие дважды-, триждыперисторасчленённые на ланцетные листочки, с коленчато изогнутым книзу рахисом – максимально приспособлены к развитию в условиях сильной инсоляции.

## Заключение

Проведённый анализ позволил выделить среди изученных видов гидрофильных зонтичных несколько типов биоморф, характеризующихся разной степенью адаптации к прибрежно-водным условиям среды. Это кистекорневые вегетативные малолетники: корнеотпрысковые (*S. latifolium*) и корнеклубневые (*S. sisaroideum*, *Oe. crocata* и др.), столонообразующие вегетативные малолетники (*B. erecta*, *Oe. javanica*), короткокорневищные многолетние олигокарпики (*C. virosa*) и кистекорневые (кисте-стержнекорневые) одно-двулетние монокарпики (*Oe. aquatica*).

При классификации жизненных форм гидрофильных зонтичных возникает ряд затруднений. Одно из них связано с определением длительности жизни растения как генетически целостной единицы. Так, растения семенного происхождения у представителей трёх первых типов обычно целиком отмирают уже на первом-втором году жизни; возобновление происходит за счёт дочерних вегетативных особей, развивающихся из базальных почек возобновления, рано обособляющихся и отделяющихся от материнского растения. Если образуется несколько самостоятельных, способных к воспроизводству дочерних диаспор, то замещение исходной оказывается неравнозначным, то есть происходит вегетативное размножение. Вновь образовавшиеся особи также характеризуются короткой продолжительностью жизни и относительно быстро отмирают, давая начало новому вегетативному поколению, повторяющему жизненный цикл предыдущих. Растения с описанным типом биоморфы следует характеризовать как вегетативные малолетники (в понимании этого термина Г.Н. Высоцким (1915) и Е.Л. Любарским (1967)), а в некоторых случаях – как замещающие одно-двулетники. Большой жизненный цикл у них является непрерывной последовательностью поколений ежегодно сменяющих друг друга особей, то есть представляет собой последовательность малых жизненных циклов. Поскольку обособление вегетативно-дочерних организмов часто приводит к увеличению числа особей, то фактически растение превращается в клон, тогда возможно говорить не только о последовательности малых жизненных циклов, но и о совокупности вегетативных поколений клона, проявляющихся в виде сменяющих друг друга во времени и пространстве обособляющихся парциальных единиц (Любарский, 1967).

У вегетативно-малоподвижных биоморф, в частности, кистекорневых и корнеклубневых, крайней формой вегетативного размножения является образование компактного многочленного клона (*S. medium*), в котором разновозрастные особи предельно сближены. В таком случае масштабы вегетативного размножения и его биоценотическое значение становятся сопоставимыми с ветвлением вегетативно-неподвижного многолетнего растения.

Общий возраст и общую продолжительность жизни клона вегетативных малолетников установить чрезвычайно трудно. Многие исследователи (в частности, И.Г. Серебряков в своей системе 1962 года) вообще не используют термин вегетативные малолетники, а относят виды с описанным характером возобновления и размножения к многолетним поликарпикам, учитывая единообразие генотипа всех вегетативных поколений.

Ещё одно затруднение при характеристике жизненных форм возникает из-за значительной вариабельности в форме, степени утолщения придаточных корней и базальных метамеров, направлении развития побегов, зависящей непосредственно

от экологических и эдафических факторов среды, что в свою очередь приводит к значительному биоморфологическому полиморфизму внутри каждого конкретного вида. Все это обуславливает некую условность при выделении дискретных моделей.

Результаты исследования показывают значительное перекрывание спектров биоморф у представителей разных родов. Наиболее распространены вегетативные малолетники: корнеклубневые с утолщёнными придаточными корнями (встречаются во всех изученных родах) и столонообразующие; у отдельных видов (*Oe. fistulosa*) признаки обеих биоморф могут сочетаться. *Oe. aquatica*, в типе одно-двулетний вегетативно-неподвижный монокарпик, может переходить к «почко-корневому» возобновлению и размножению, а также формировать столоны или утолщённые адвентивные корни в зависимости от экологических условий развития как проявление внутривидовой изменчивости. Широкое распространение биоморфы вегетативного малолетника у земноводных растений определяется сильно переувлажнёнными нестабильными условиями прибрежных мест обитания, способствующими ускорению развития, быстрому укоренению почек возобновления и отделению вегетативно-дочерних особей. В результате происходит более своевременная изоляция сильно омоложенных вегетативных зачатков от старых тканей, а также увеличивается вероятность попадания новых организмов в несколько иные экологические условия, что способствует большей пластичности и приспособляемости растений к мозаичным микроусловиям околоводных биотопов. Клубневидное утолщение корней, нередко наблюдаемое у таких малолетников, связано с абсорбцией и накоплением питательных веществ в наиболее активно растущих и пространственно приближённых к почкам возобновления органах, которыми оказываются именно придаточные корни. Формирование столь распространённой среди гидрофильных растений столонообразующей биоморфы также является следствием взаимодействия растения с водной средой, приводящим к интенсификации вегетативной подвижности за счёт быстрой реализации базальных пазушных почек и развития из них удлинённых плагиотропных побегов. Частая встречаемость определённых жизненных форм среди большого числа родов говорит об ограниченном числе путей приспособления к прибрежно-водным условиям обитания, каждый их которых имеет свои преимущества, но в целом все они направлены на усиление вегетативного возобновления, размножения и расселения.

При уточнении моделей биоморф земноводных зонтичных необходимо также использовать признаки строения листьев как наиболее адаптивно значимых элементов побеговой системы растения. Во многих родах, где ярко выражена тенденция перехода от наземных к водным условиям жизни, наблюдается гетерофиллия и редукция листовых пластинок. Последняя проявляется в исчезновении одного-двух (*Berula*) или нескольких (*Sium latifolium*) нижних листочков пластинки, от которых на оси листа сохраняются узлы-септы. Следует отметить, что у ряда представителей гидрофильных зонтичных, не затронутых в данной работе, в частности, в австрало-азиатском роде *Lilaeopsis* исчезают все боковые элементы, остаётся лишь септированный рахис. Подобным же строением характеризуются сильно вытянутые узкие листья (так называемые «rachis-leaves») у североамериканского вида *Oxipolis filiformis*, некоторых видов *Ptilimnium* (Easterly, 1957). Приспособительное значение «rachis-leaves» остаётся не до конца ясным, хотя их возникновение указывает на на-

личие у ряда представителей трибы сходных направлений органогенеза, связанных с земноводным образом жизни.

Резюмируя, можно ещё раз подчеркнуть, что у изученных видов наблюдаются сходные пути освоения гетерогенной околоводной среды обитания, среди которых наиболее распространены: ускорение малого жизненного цикла, сокращение периода покоя почек возобновления, быстрое окоренение и отделение базальных побегов, формирование сильно утолщённых придаточных корней, усиление вегетативной подвижности за счёт образования столонов, гетерофиллия и редукция листовых пластинок. Модификационные изменения, выражающиеся в лабильности жизненных форм, и возможность реализации у конкретных видов разных моделей указывают на широту нормы реакции земноводных зонтичных, охватывающую все возможные механизмы структурной адаптации к прибрежно-водным условиям обитания. Несмотря на полученные данные, остаётся неясным, является ли отмеченное сходство в биоморфологическом строении представителей трибы Oenantheae только результатом адаптации в ходе освоения одной и той же экологической ниши или также служит показателем их близкого родства.

### Список литературы

*Высоцкий Г.Н.* 1915. Ергеня. Культурно-фитологический очерк // Тр. по прикладной бот., генет. и селекц. Т. 5. С. 1113–1464.

*Донцова Н.Ф.* 1954. Вопросы культуры поручейника широколистного. – Автореф. дисс. … канд. с.-х. наук. – Воронеж. 16 с.

*Захарьин М.* 1941. *Cicuta virosa* как представитель водно-болотной растительности // Тр. Саратовского сельскохозяйственного ин-та. Т. 12. С. 184–215.

*Любарский Е.Л.* 1967. Экология вегетативного размножения высших растений. – Казань: Изд-во Казанского ун-та. 182 с.

*Петрова С.Е., Барыкина Р.П.* 2010. Пластичность биоморфы *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. в связи с прибрежно-водной средой обитания // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 115. № 5. С. 11–19.

*Серебряков И.Г.* 1962. Экологическая морфология растений. – М.: Высш. школа. 378 с.

Флора Восточной Европы. 2004. Т. 11. – М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК. 356 с.

*Шишкин Б.К.* 1950. Сем. CXX. Зонтичные – Umbelliferae Moris. // Флора СССР. Т. 16. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 36–648.

*Шорина Н.И.* 1967. Жизненный цикл безвременника великолепного (*Colchicum speciosum* Stev.) в лесном и субальпийском поясах западного Закавказья // Онтогенез и возрастной состав популяций цветковых растений. – М.: Наука. С. 70–99.

*Affolter J.M.* 1985. A monograph of the genus *Lilaeopsis* (Umbelliferae) // Syst. Bot. Monogr. Vol. 6. P. 1–140.

*Constance L.* 1987. *Neogoezia* (Apiaceae), a very distinct and elegant genus of Mexican Umbelliferae // Opera Bot. Vol. 92. P. 59–71.

*Downie S.R., Katz-Downie D.S., Sun F.-J., Lee C.-S.* 2008. Phylogeny and biogeography of Apiaceae tribe Oenantheae inferred from nuclear rDNA ITS and cpDNA psbl-5’trnK$^{(uuu)}$ sequences, with emphasis on the North American Endemics clade // Botany (formerly Canadian Journal of Botany). Vol. 86. P. 1039–1064.

*Easterly N.W.* 1957. A morphological study of *Ptilimnium* // Brittonia. Vol. 9. P. 136–145.

*Glück H.* 1911. Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse. Teil 3. – Jena: Gustav Fischer. 644 S.

*Lee Ch.-Sh., Downie S.R.* 2006. Phylogenetic relationships within *Cicuta* (Apiaceae tribe Oenantheae) inferred from nuclear rDNA ITS and cpDNA data // Can. J. Bot. Vol. 84. P. 453–468.

*Mulligan G.A.* 1980. The genus *Cicuta* in North America // Can. J. Bot. Vol. 58. № 16. P. 1755–1768.

*Pätzmann I.* 1980. Anatomische Untersuchungen der vielfältigen Wurzelentwicklungen einiger Arten der Gattung *Oenanthe* L. – Diss. – Hamburg: Univ. Hamburg. 173 S.

*Pimenov M.G., Leonov M.V.* 1993. The genera of the Umbelliferae. – Kew: Royal Bot. Garden; Moscow: Garden of Moscow University. 156 p.

*Rauh W. 1937.* Die Bildung von Hypokotyl- und Wurzelsprossen und ihre Bedeutung für die Wuchsformen der Pflanzen // Nova Acta Leopoldina. Neue Folge. Bd. 4. № 24. S. 1–40.

*Spalik K., Downie S.R., Watson M.F.* 2009. Generic delimitations in the *Sium* alliance (Apiaceae tribe Oenantheae) inferred from cpDNA rps16-5′trnK$^{(uuu)}$ and nrDNA ITS sequences // Taxon. Vol. 58. № 3. P. 735–748.

# МОРФОЛОГИЯ ПОБЕГОВ И ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ КАК ДОПОЛНЕНИЕ К СИСТЕМАТИКЕ ОСОК (род *Carex*, Cyperaceae)

***Ю.Е. Алексеев, И.О. Филатова***

*«Пренебрежение вегетативными признаками явилось одной из наиболее серьёзных ошибок в истории классификаций, что существенно замедлило создание естественной системы»*

Davis, Heywood (1963)

Alexeev Yu.E., Filatova I.O. SHOOT MORPHOLOGY AND LIFE FORMS AS TAXONOMIC CHARACTERS IN SEDGES (*CAREX*, CYPERACEAE). In the present paper, we discuss morphological characters of shoots that are taxonomically important at the species and above-species levels in sedges. These characters are: direction of shoot growth, type of shoot renovation, shoot branching and shoot specialization in perennial shoot systems. Revealed correlations of shoot characters and their combinations within shoots are of taxonomic value at different levels – species, subsections, sections and subgenera. On the basis of several morphological characters, we have revealed the main life forms in sedges. Some examples of diagnostic value of life form characters are described. Life forms of sedges belong to the same group of herbaceous polycarpic perennials but differ in vegetative mobility and lifespan.

Род *Carex* L. – один из крупных родов цветковых растений во флоре Земли. Он объединяет 1757 видов и многие десятки гибридов (Govaerts et al., 2007). Как известно, осоки имеют однополые цветки, но являются растениями однодомными. Известно только 12 видов двудомных осок (Guibert, Civeyrel, Linder, 2009). Различия в морфологии побегов и другие варианты полового диморфизма у двудомных видов осок неизвестны. Размножение осок осуществляется как с помощью семян, так и вегетативным способом. В работе Р. Сернандера (Sernander, 1927, цит. по: Батыгина и др., 2006) описаны случаи факультативной «генеративной вивипарии» у *Carex aquatilis* Wahl., но как распространено это явление у осок, малоизвестно. Практически отсутствуют сведения о точных морфологических признаках гибридов между видами данного рода, хотя последних описаны многие десятки (Cayouette, Catling, 1992).

Существуют две основные точки зрения в выделении подродов осок. Одни авторы (например, Т.В. Егорова, 1999) подразделяют род *Carex* на 5 подродов: *Vigneastra, Carex, Kreczetoviczia, Vignea* и *Psyllophora.* Виды последнего подрода имеют один колосок и придаток (рудимент оси) внутри мешочка. Другие авторы вслед за Г. Кюкенталем (Kükenthal, 1909) все одноколосковые осоки относят к подроду *Primocarex,* а подрод *Kreczetoviczia,* виды которого имеют раздельнополые колоски и 2 рыльца, не выделяют из подрода *Carex.* Молекулярно-генетические исследования, которые выполнены только в отношении части видов рода, обнаружили как совпадения, так и несовпадения (неконгруентность) с морфологическими признаками осок (Starr, Ford, 2009). Существующая ситуация является лишним подтверждением того, что чем большее число разнообразных признаков будет включено в анализ, тем более обоснованными будут таксономические решения. Руководствуясь этим общепринятым положением, мы решили обобщить имеющиеся на сегодняшний день результаты изучения морфологии вегетативных органов осок и их жизненных форм, а также сопоставить их с систематикой рода, базирующейся на морфологических признаках.

## Из истории изучения морфологии побегов и жизненных форм осок

Известно, что формирование побегов происходит на основе генетических программ (Sassex, 1989; Маркаров, Маслова, 1998; McSteen, Leyser, 2005) и что признаки побегов не менее значимы, чем признаки репродуктивных органов.

Впервые на структуру побегов осок было обращено внимание в середине XIX века, и до конца этого века были описаны особенности ветвления побегов у отдельных видов, специализация репродуктивных и вегетативных побегов и ритм развития побегов (Wydler, 1844; Braun, 1853; Čelakovsky, 1864; Callmé, 1887; Holm, 1896; Pax, 1887). Объектами исследования были немногие виды, но, тем не менее, уже тогда было понято диагностическое значение признаков побегов. Жизненные формы осок описывали на основе крупных биоморфологических категорий: «дерновины», «ползучие корневища». Эта тенденция сохранилась в значительной степени и сейчас, хотя одновременно учёные составляли и определители осок с использованием большего числа признаков. И лишь в середине XX века появились попытки оценить связи морфологических признаков побегов и жизненных форм осок с систематикой последних (Mora, 1960; Foerster, 1982; Schmid, 1984; Reznicek, Catling, 1986; Bernard, 1990; Алексеев, 1996).

В данной статье предпринята попытка обобщения современных сведений по морфологии побегов, классификации жизненных форм, а также оценки их таксономического значения. Для этих целей были изучены жизненные формы и особенности строения и развития побегов около 300 видов осок. Кроме того, проанализированы работы других авторов, посвящённые данному вопросу: как региональные монографии, так и статьи по отдельным группам видов. Изучена также литература, посвящённая анализу жизненных форм злаков (Серебрякова, 1972).

## Морфология побегов и классификация жизненных форм осок

Различные виды осок, несмотря на свою многочисленность, принадлежат к одному классу жизненных форм – травянистых многолетних поликарпиков. Уместно отметить, что в семействе Осоковых с его более чем 100 родами, известны ещё представители только двух классов жизненных форм – травянистые однолетники (монокарпики) и кустарнички (виды родов *Afrotrilepis*, *Microdracoides*).

Разнообразие жизненных форм осок определяется различными сочетаниями следующих морфологических и биологических признаков.

**Положение почек возобновления по отношению к уровню почвы.** Благодаря тому, что у взрослых особей ряда видов осок вертикальные побеги сохраняют прямостоячее положение, их почки оказываются поднятыми на 10–15 см и более над уровнем почвы, и образуются кочки как особый вариант жизненной формы. Примером могут служить немногие виды из подрода *Vignea* – *C. appropinquata* Schum., *C. paniculata* L. (секция *Heleoglochin* Dumort.) и подрода *Carex* – *C. cespitosa* L., *C. juncella* (Fries) Th. Fries, *C. appendiculata* (Trautv. et C.A. Mey.) Kük. и некоторые другие близкородственные виды из секции *Phacocystis* Dumort. Кочки у осок являются примером гигрофильно-криофильной линии эволюции в этом роде. Все эти растения обитают на низинных болотах или заторфованных лугах, а их ареалы размещены в таёжной зоне или тундровой (Дымина, 1979).

Различное положение почек возобновления приводит также к подразделению корневищ (прежде всего горизонтальных) на эпигеогенные (почки расположены на

уровне почвы, в подстилке или ветоши) и гипогеогенные (почки расположены ниже уровня почвы). К числу первых относятся *C. halleriana* Asso из секции *Hallerianae* и *C. rhizina* Blytt ex Lindbl. из секции *Digitatae.* Оба вида занимают сухие дренированные местообитания. Растения с гипогеогенными корневищами среди осок особенно многочисленны. Можно предположить, что гемикриптофиты и геофиты – преобладающие жизненные формы в данном роде.

**Направление роста побегов и его изменение в процессе морфогенеза.** В зависимости от направления роста побеги осок бывают ортотропными (апогеотропными), диагеотропными, плагиотропными (восходящими) и геотропными. Побеги всех направлений роста, кроме апогеотропных, меняют свое направление роста в процессе формирования на апогеотропное. При этом у геотропных по первоначальному направлению роста побегов эти изменения, очевидно, происходят два раза (C. *lasiocarpa* Ehrh.). Во всех остальных случаях осоки с апогеотропными побегами образуют дерновины, а осоки с другими направлениями роста побегов – растения длиннокорневищные.

**Возобновление побегов вне- или внутривлагалищное** определяет плотность дерновин или парциальных кустов. Это очень важный систематический признак, который в одних случаях характеризует все виды какой-либо секции, а в других – только часть видов. Тип возобновления побегов коррелирует со структурой листовой серии (гетерофиллией) нижних метамеров побега (дочернего). У вневлагалищных побегов обычно имеется, помимо овального предлиста, несколько нижних чешуевидных листьев, а у внутривлагалищных побегов формируется один линейный предлист и, кроме того, в некоторых случаях – один-два нижних чешуевидных листа (рис. 1). Тип возобновления побегов – признак отдельных видов, подсекций или секций. Установлено, что у некоторых видов осок тип возобновления побегов изменяется в процессе онтогенеза. Например, у *C. muricata* L., *C. contigua* Hoppe, *C. leporina* L., *C. remota* L. на ранних этапах онтогенеза возобновление смешанное (первые боковые побеги у виргинильных растений вневлагалищные, все последующие побеги – внутривлагалищные), а в генеративном состоянии у этих видов формируются исключительно внутривлагалищные побеги.

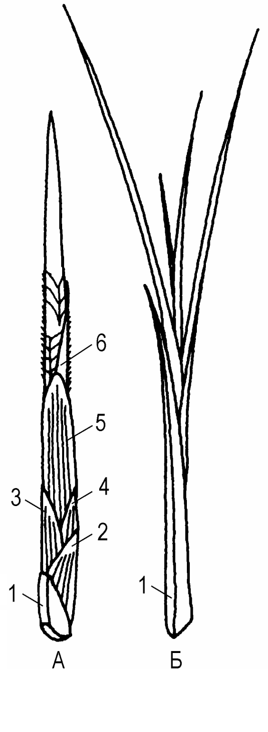



**Рис. 1.** Структура побегов с различным типом возобновления
А – вневлагалищный побег *C. pallescens* L.;
Б – внутривлагалищный побег *C. hordeistichos* Vill.:
1 – предлист; 2–6 – чешуевидные листья

**Укороченные и удлинённые побеги и цикличность их развития.** Этот признак у разных видов и при различной цикличности развития репродуктивных побегов может иметь следующие выражения. Вегетативные удлинённые побеги моноциклические. Укороченные вегетативные побеги моноциклические или как элемент моноподиальных ди- или полициклических репродуктивных побегов (в первый год

жизни последних). Репродуктивные побеги могут быть удлинёнными моноциклическими или, при ди- или полициклическом цикле, – укороченно-удлинёнными. Удлинённые побеги характеризуются тем, что они равномерно облиственны, а укороченные побеги являются розеточными по расположению их листьев.

**Моноподиальное и симподиальное нарастание.** У осок закономерно сочетаются оба типа нарастания. Моноподиальное нарастание имеет место у ди- и полициклических побегов. Симподиальное нарастание осуществляется за счёт боковых почек, расположенных в зоне кущения. Процесс ветвления и распространения корневищ как укороченных, так и удлинённых, подчиняется правилу центробежного развития, что приводит к увеличению диаметра дерновин или парциальных кустов, а также к формированию новых парциальных кустов по периферии клона. Отхождение новых горизонтальных корневищ по отношению к старым корневищам происходит под разными углами: например, у *C. picta* Steud. под углом 90° (Martens, 1939), а у C. *arenaria* L. под углом 15° (Bell, Tomlinson, 1980). Поэтому данный признак предлагается использовать для установления «архитектурных моделей» у травянистых многолетников. Разработка вопроса об архитектурных моделях у осок находится в начале пути.

**Взаимоотношение вегетативных и репродуктивных побегов в многолетней или однолетней системе побегов.** Это взаимоотношение выражается в следующем. В одном варианте репродуктивный побег в системе побегов является верхушечным, а вегетативные побеги – боковыми. В противоположном варианте вегетативные побеги являются верхушечными, а репродуктивные – боковыми (рис. 2).

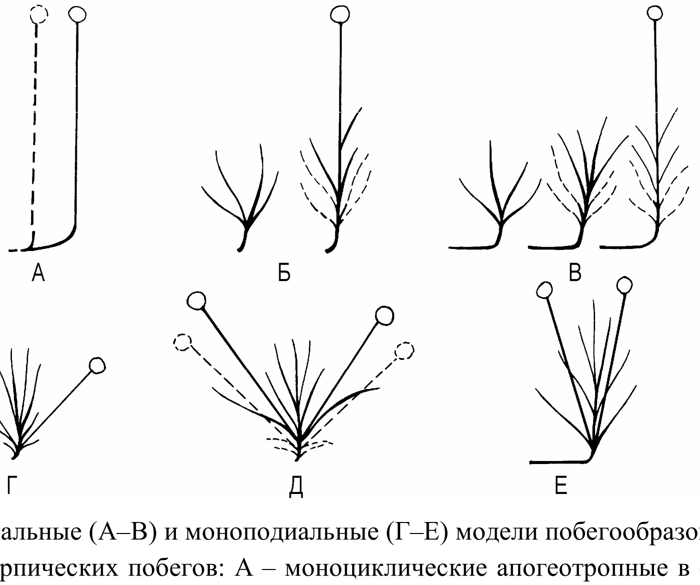



**Рис. 2.** Симподиальные (А–В) и моноподиальные (Г–Е) модели побегообразования осок

Типы монокарпических побегов: А – моноциклические апогеотропные в системе годичных побегов (*C. ovalis*); Б – дициклические апогеотропные (*C. flava*); В – трициклические диагеотропные (*C. riparia*); Г, Д – система разнотипных апогеотропных побегов: репродуктивные боковые моноциклические (*C. digitata*); Е – система разнотипных побегов: вегетативные диагеотропные и репродуктивные боковые апогеотропные моноциклические (*C pilosa, C. siderosticta*)

Эти стойкие, генетически обусловленные различия, свойственные множеству травянистых многолетников, дали основание для выделения «растений с однотипными побегами» и «растений с разнотипными побегами». Используя этот признак, а также и длину корневищ, Т.И. Серебрякова (1977) установила 4 модели побегообразования у травянистых многолетников. Она использовала понятия «симподиальной» и «моноподиальной» модели, особенности которых мы отметили выше. Эти модели характеризуют виды или группы видов осок. Ряд карикологов подразделяли в своих обработках репродуктивные побеги на «центральные» и «боковые» (Kükenthal, 1909).

**Простые годичные побеги или системы годичных побегов.** Первый тип побегов характеризуется тем, что их боковые почки не пробуждаются в первый год жизни побега. Второй тип побегов отличается ранним пробуждением боковых почек и формированием боковых почек и побегов второго и более высоких порядков ветвления в течение одного вегетационного периода. Система таких побегов получила название «итеративных побегов» (от лат. iteratio – повторение). Их называют также квантовыми (Müller-Doblies, Weberling, 1984).

Такой признак как итеративное ветвление обычно не используют при выделении жизненных форм (Серебряков, 1964; Krumbiegel, 1999), и в монографиях, посвящённых систематике осок, этот признак также не фигурирует (Кречетович, 1935; Егорова, 1999; и др.). Сходный по смыслу термин – «реитеративный комплекс» – используют при описании элементов архитектурных моделей, главным образом «многолетних ветвей от ствола» у древесных растений (Barthelemy, Caraglio, 2007). У осок итеративное ветвление побегов наблюдается у гипогеогенных корневищ, как укороченных (то есть у дерновинных биоморф), так и удлинённых. Как правило, это признак видов некоторых секций.

Характерная особенность итеративного ветвления заключается в том, что гипоподий дочернего побега (то есть побега более высокого порядка) срастается с междоузлием прилегающего материнского побега (побега предыдущего порядка). Таким образом, боковой побег оказывается внепазушным и отходит из-под узла выше расположенного листа материнского побега (рис. 3). Этот признак наглядно проявляется у растений с удлинёнными горизонтальными корневищами, но и у растений с вертикальными укороченными корневищами он также виден.

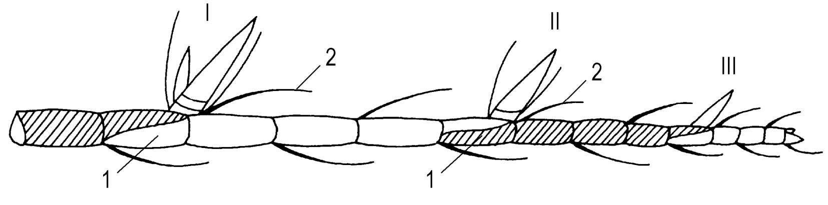



**Рис. 3.** Итеративное ветвление побегов *C. arenaria* L. (по Pax, 1884)
1 – гипоподий; 2 – предлист; I – III – порядковые номера побегов

Важным признаком итеративного ветвления побегов (корневищ) осок является порядковый номер метамера (узла) материнского побега, от которого отходит дочерний побег. У осоковых такими узлами могут быть первый (узел, на котором крепится предлист) и последующие – 2-й, 3-й, 4-й, 5-й. У осок первый узел обычно «не используется» для отхождения дочернего побега (то есть так называемое профиллярное ветвление, предположительно, не встречается у осок, но этот признак извес-

тен у целого ряда других родов осоковых). При установлении числа метамеров, «разделяющих» смежные дочерние побеги разных порядков, не учитывают «общий метамер», который находится в проксимальной части дочернего побега, но учитывают дистальный метамер того же дочернего побега. Число метамеров, «разделяющих» дочерние побеги разных порядков – постоянный, генетически обусловленный признак. Он имеет важное (абсолютное) значение, хотя длина междоузлий побегов может варьировать в зависимости от экологических условий. Итеративное ветвление побегов более широко распространено у осок из подрода *Vignea* и, видимо, у почти всех осок с одиночными колосками, значительно реже встречается у осок из подрода *Carex*.

**Зона кущения побега** представляет собой ту часть основания материнского побега, на которой расположены почки возобновления. Она соответствует «зоне возобновления», предложенной В. Троллем (Troll, 1964). Зоны кущения разных осок различаются местоположением боковых побегов на определённых узлах материнского побега и их числом. Развитие дочерних, боковых, почек приводит или к концентрированному кущению (зона кущения образована укороченными междоузлиями) или к рассеянному ветвлению (зона кущения образована удлинёнными междоузлиями). Число почек возобновления в зоне кущения неодинаково у разных видов осок. У видов с итеративным ветвлением побегов в зоне кущения размещаются 1–2 почки (рис. 4), у видов с простыми годичными побегами их число достигает 3–6, иногда больше (рис. 5).

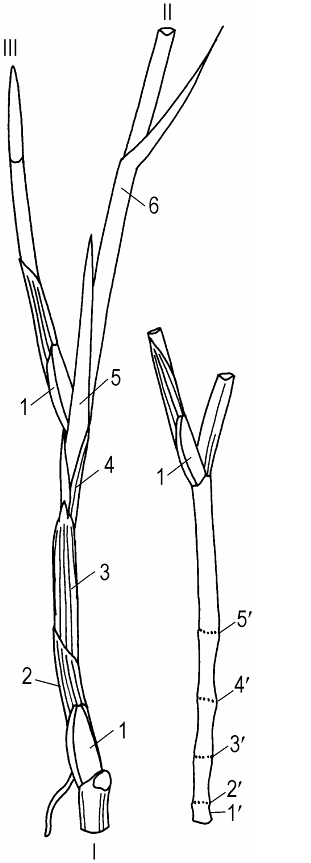



**Рис. 4.** Строение малопочковой зоны кущения побегов *C. pauciflora* Lightf.
1 – предлист; 2–6 – чешуевидные и ассимилирующие листья; 1′–5′ – узлы соответственно предлиста и чешуевидных листьев;
I–III – порядковые номера побегов

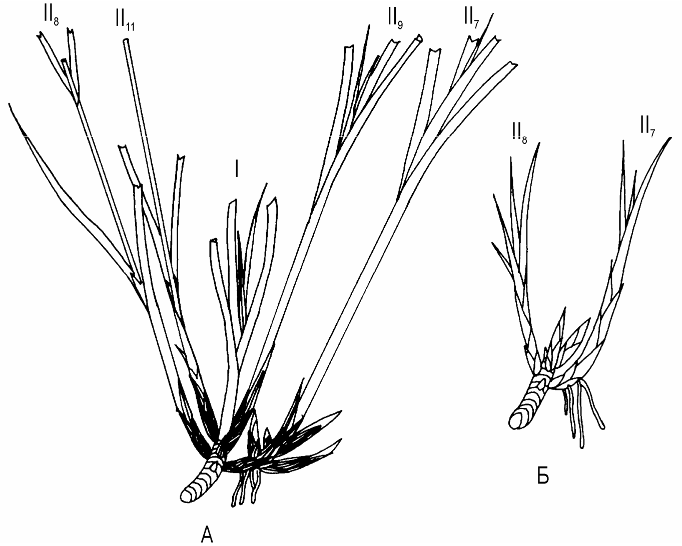



**Рис. 5.** Строение многопочковой зоны кущения побегов *C. pallescens* L.

А – сформированная зона кущения двулетнего вегетативного побега (I); Б – первый год формирования зоны кущения: $II_7$–$II_{11}$ – вегетативные и репродуктивные боковые побеги

Формирование определённого числа боковых побегов в зонах кущения приводит к заметным габитуальным особенностям дерновин или парциальных кустов, но этот признак практически ещё не используют в биоморфологии и систематике осок. Важным обстоятельством является тот факт, что у длиннокорневищных видов в зоне кущения на восходящем участке корневища боковые побеги на разных узлах (разных ярусах) могут возобновляться по-разному: из почек на самых нижних узлах формируются подземные горизонтальные корневища, из почек среднего яруса отрастают апогеотропные вневлагалищные побеги, а из самых верхних почек зоны кущения – апогеотропные внутривлагалищные побеги. Поэтому у осок с подобной структурой зоны кущения и дочерних побегов способ возобновления последних невозможно определить однозначно (C. *supina* Wahl.) в пределах парциального куста и, следовательно, в таких случаях затруднительно включать признак возобновления побегов в квалификацию жизненной формы.

## Систематическое значение морфологии побегов и жизненных форм осок на избранных примерах

Разобранные выше морфологические признаки побегов и их систем являются основой для выделения жизненных форм и одновременно важными для диагностики видов и надвидовых таксонов разного ранга. На базе этих признаков можно выделить следующие основные жизненные формы осок:

- кочки (C. *cespitosa* L., *C. saxatilis* L.);
- дерновины с вневлагалищным возобновлением простых годичных побегов (C. *diluta* Bieb., *C. flava* L., *C. canescens* L.);
- дерновины с внутривлагалищным возобновлением простых годичных побегов (C. *halleriana* Asso, *C. umbrosa* Host, *C. capillaris* L.);
- дерновины с вневлагалищным возобновлением системы годичных побегов (C. *pulicaris* L.);
- дерновины с внутривлагалищным возобновлением системы годичных побегов (C. *bucharica* Kük.);
- гипогеогенно-длиннокорневищные растения с простыми годичными побегами (C. *vesicaria* L.);
- гипогеогенно-длиннокорневищные растения с системой годичных побегов (C. *disticha* Huds.);
- эпигеогенно-длиннокорневищные растения с простыми годичными побегами (C. *rhizina* Blytt ex Lindb.);
- столонокорневищные (столонообразующие) растения с простыми годичными побегами (C. *chordorrhiza* Ehrh.).

Жизненные формы некоторых осок частично изменяются в зависимости от экологических условий. Кочки *C. cespitosa* в рыхлой торфянисто-моховой подстилке разделяются на парцеллы, образуя «проползающие» дерновины. В условиях затенения у *C. leporina* L. и некоторых других дерновинных видов образуются полегающие столоновидные побеги (Алексеев, Филатова, 1997). В толстом слое интенсивно нарастающего сфагнового мха у *C. canescens* формируются удлинённые междоузлия в основании косо-растущих побегов; такой тип побегов называют у дерновинных видов «ложноползучими корневищами».

Предложенная здесь классификация жизненных форм, возможно, будет дополнена, поскольку биоморфы осок из тропических областей не изучены, а целый ряд видов описан по образцам, не имеющим корневищ. Значение морфологических признаков побегов и жизненных форм осок в их систематике ниже иллюстрировано избранными примерами к таким таксономическим категориям как вид и секция. Но есть также и признаки, которые на современном этапе можно применить предварительно к таксономическим категориям более высокого ранга. Например, в результате изучения некоторых европейских осок Л. Мора (Mora, 1960) сделал вывод, что моноподиальная модель в системе побегов существует только в подроде *Carex*. В настоящее время мы можем отметить, что в подроде *Vignea* моноподиальная модель до сих пор не описана. Очевидно, что изучение этой закономерности, если она существует, должно быть продолжено.

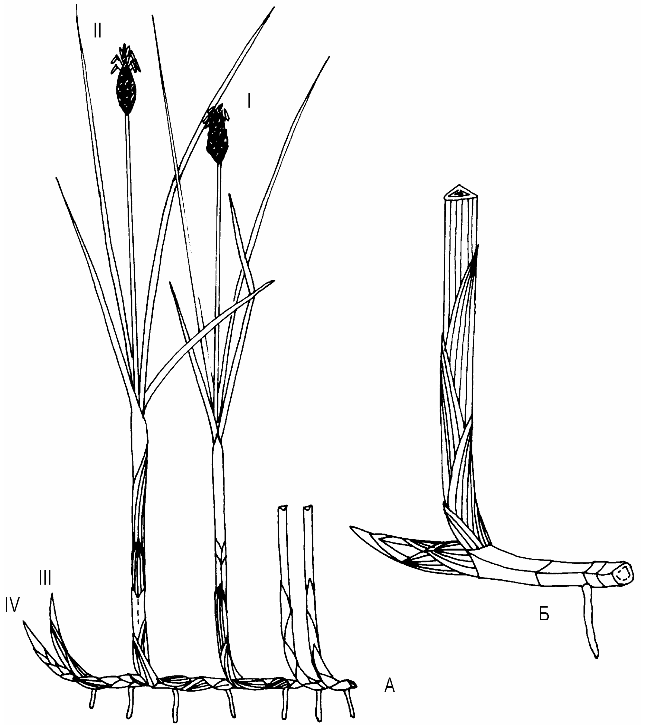



**Рис. 6.** Итеративное ветвление в системе монокарпических побегов *C. oreophila* C.A. Mey.
А – система побегов I–IV порядков текущего года развития;
Б – начальный этап формирования бокового побега

Другая важная закономерность заключается во взаимосвязи итеративного ветвления и строения соцветия. Этот тип ветвления побегов характерен для видов, имеющих один колосок (рис. 6), а также для некоторых осок из подрода *Vignea*, а точнее для тех из них, которые имеют неветвистое общее соцветие. Мы квалифицировали эту закономерность как проявление одного из важных законов морфологической эволюции листостебельных растений – закона компенсационных отношений. Связь между биоморфологическими признаками и систематикой видов и секций можно видеть на следующих избранных примерах.

## Подрод *Vignea*

Подрод *Vignea* включает около 25 секций и представлен видами, которые относятся к нескольким жизненным формам. Как правило, виды одной секции относятся к одной жизненной форме. Например: дерновинные растения с внутривлагалищными побегами относятся к секциям ***Heleoglochin*** Dumort. (*C. paniculata* L., *C. appropinquata* Schum.); ***Phleoideae*** Meinsh. (*C. neurocarpa* Maxim. и др.); ***Vulpinae*** (Carey) Christ (*C. vulpina* L., *C. otrubae* Podp.); ***Phaestoglochin*** Dumort. (*C. contigua* Hoppe, *C. divulsa* Stokes).

Примером дерновинных растений с внутривлагалищными итеративными побегами могут служить виды из секции ***Remotae*** (Aschers.) C.B. Clarke (*C. remota* L., *C. remotiuscula* Wahlenb.).

Приведённые выше дерновинные виды представляют собой сборную группу, поскольку виды различаются циклом развития побегов, наличием укороченных и/или удлинённых побегов и др.

К **секции *Cyperoideae*** Koch относят *C. bohemica* Schreb. – оригинальный дерновинный вид с итеративными внутривлагалищными побегами. Его дерновины живут менее 10 лет, но этот параметр, а также экологическая пластичность вида ещё недостаточно изучены.

Растения гипогеогенно-длиннокорневищные с итеративным ветвлением побегов представлены в секции ***Holarrhenae*** (Döll) Pax *(C. disticha* Huds., *C. curaica* Kunth, *C. pseudocuraica* Fr. Schmidt). У этих видов участки корневищ между симподиальными побегами разных порядков образованы 5 междоузлиями, тогда как у видов близкой секции ***Ammoglochin*** Dumort. они представлены 4 междоузлиями (*C. arenaria* L., *C. colchica* J. Gay и др.).

Примером растений гипогеогенно-длиннокорневищных с простыми годичными побегами могут служить виды, принадлежащие к секции ***Boernera*** V. Krecz. ex Egor. (*C. stenophylla* Wahlenb., *C. duriuscula* C.A. Mey.).

Монотипная **секция *Dispermae*** Ohwi представлена осокой двусеменной (*C. disperma* Dew.). Этот вид может иметь итеративные побеги, у которых симподиальные побеги разных порядков «разделены» 5 междоузлиями. Во всех случаях её парциальные кусты обычно имеют только 2–4 апогеотропных побега.

**Секция Divisae** Christ ex Kük. (*C. divisae* Huds.). Относимую к этой секции осоку *C. chordorriza* Ehrh. с надземными столоновидными побегами выделяют в отдельную подсекцию *Chordorrhizae* (Meinsh.) Egor. или отдельную одноимённую секцию.

**Секция *Curvulae*** Tuckerm. имеет обособленное положение. Относимая к ней *C. curvula* All. представляет собой дерновину с внутривлагалищными побегами. Боковые колоски имеют кладопрофилл, рылец 3. Этот вид является эндемом Альп и Карпат.

## Подрод *Primocarex*

В подроде *Primocarex* каждая из секций имеет характерные признаки побегов и обычно относится к одной жизненной форме. Некоторые из них очень оригинальны.

Например, выделение **секции *Obtusatae*** (Tuckerm.) Mackenzie, в которую включают только один вид – *C. obtusata* Liljebl., может быть обосновано следующим оригинальным сочетанием признаков: гипогеогенно-длиннокорневищный вид с итеративными побегами, которые имеют пурпурные нижние чешуевидные листья с сетчато-волокнистым распадом. По этой совокупности признаков *C. obtusata* отличается не только от других одноколосых осок, но и от всех осок северной Евразии.

Значительным своеобразием отличается строение корневищ осок из **секции** ***Macrocephalae*** – *C. macrocephala* Willd. ex Spreng. и *C. kobomugi* Ohwi. Их подземные горизонтальные корневища сформированы простыми годичными побегами, для которых характерно рассеянное ветвление на горизонтальных участках корневища и концентрированное ветвление на дуге этого корневища, то есть в зоне кущения (рис. 7). При этом на горизонтальных корневищах участок с «приросшим» гипоподием бокового побега вдвое короче самого междоузлия материнского побега. Помимо этого, данные виды имеют 3 рыльца, латеральный предлист в основании боковых колосков и факультативную двудомность. На основании только признаков репродуктивной сферы (известных на тот период) В.И. Кречетович (1935) предложил выделить группу рассматриваемых видов в отдельный подрод *Megalocranion*.

**Рис. 7.** Рассеянное ветвление побегов *C. kobomugi* Ohwi

## Подрод *Carex*

**Секция** ***Albae*** (Aschers. et Graebn.) Kük. Олиготипная секция. (*C. alba* Scop., *C. ussuriensis* Kom.). Растения гипогеогенно-корневищные, формирующие систему годичных побегов. Между смежными итеративными побегами участки корневищ, состоящие из двух метамеров.

**Секция** ***Chlorostachyae*** Meinsh. *C. williamsii* Boott, *C. capillaris* L., *C. krausei* Boek. – эти и все другие виды секции – дерновинные с внутривлагалищными побегами растения.

**Секция** ***Frigidae*** Meinsh. Крупная секция преимущественно горных видов. Имеются близкородственные викарные виды в разных горных системах. Виды распределяются между тремя жизненными формами: дерновины с внутривлагалищными побегами (*C. sempervirens* Vill. s. l., *C. firma* Host, *C. alaica* Litv.); дерновины с вневлагалищными побегами (*C. macrogyna* Turcz., *C. ktausipali* Meinsh.); длиннокорневищные виды с вне- или внутривлагалищным возобновлением прямостоячих побегов (*C. ferruginea* Scop., *C. frigida* All., *C. malyschevii* T. Egor.).

В подроде *Carex* сравнительно широко представлены осоки с разнотипными побегами. Ими обладают представители **секции** ***Careyana*** Tuck. (Holm, 1896; Kükenthal, 1909), которые распространены в субтропиках Азии. Кроме них можно назвать представителей других секций: ***Montanae*** (*C. globularis* L.), ***Digitatae*** (*C. humilis* Leyss, *C. quadriflora* (Kük.) Ohwi, *C. digitata* L.), ***Brevicollis*** (*C. pilosa* Scop.), ***Paludosae*** (*C. lasiocarpa* Ehrh.) и *Limosa* (*C. limosa* L., *C. paupercula* Michx.).

Известны случаи, когда у некоторых видов формируются как однотипные, так и разнотипные системы побегов.

**Секция *Mitratae*** Kük. подразделяется на 8 подсекций, которые могут быть объединены в две подгруппы – одна представлена дерновинными видами, другая – длиннокорневищными. К первой подгруппе относят *C. depressa* Link, *C. umbrosa* Host s. l. и др.; ко второй – *C. caryophyllea* Latour и несколько родственных видов из Восточной Азии. В секции *Mitratae* есть виды, например *C. depressa* (рис. 8), у которых репродуктивные побеги имеют не только верхушечные соцветия из нескольких колосков, но и одиночные женские колоски на длинных ножках, которые формируются в пазухах срединных листьев. Их называют f. *basigyna*.

**Рис. 8.** Структура монокарпического дициклического побега *C. depressa* Link с серией листьев первого года развития

### Обсуждение

Из нашего эскизного обзора следует, что только в последние десятилетия в диагностике видов осок и в разработке их систематики стали использовать точно описанные морфологические признаки побегов и жизненные формы, установленные на основе морфологических признаков, уточняют границы секций, устанавливают новые секции и подсекции. И во многих случаях структура побегов или своеобразие жизненной формы выступает как обоснование для выделения таксона того или иного ранга. Однако в настоящее время трудно однозначно ответить на вопрос о том, насколько морфология вегетативных органов позволит уточнить родственные отношения между разными систематическими группами. Проблема заключается в том, что степень конгруэнтности систем и топологий филогенетических деревьев, реконструированных на основе разных признаков (прежде всего морфологических и молекулярно-генетических), не всегда совпадают. Можно думать, что и род *Carex* окажется в такой же ситуации, поскольку молекулярно-генетическими исследованиями охвачена приблизительно четверть видов этого большого рода, а точная морфология побегов и жизненных форм известна также только у части видов рода.

Установить древние и продвинутые жизненные формы у осок и всего семейства Осоковых сейчас невозможно. Ископаемые таксоны этого семейства представлены, как правило, репродуктивными органами или иногда ещё и листьями. Именно в таком виде обнаружен недавно в меловых отложениях смолы (янтаря) новый род и вид – *Paleocharis nearctica* Poinar et Rosen, который по наличию у орешка стилоподия считают близким к родам *Eleocharis* R. Br. и *Rhynchospora* Vahl. (Poinar, Rosen, 2010). Это

одна из самых древних фоссилий осоковых и, как считают палеоботаники, вполне достоверная, в отличие от некоторых ранее обнаруженных ископаемых осоковых.

Особенностью осок является их принадлежность только к одной группе жизненных форм – травянистых многолетних поликарпиков. Этим они отличаются от других крупных родов мировой флоры (*Senecio*, *Solanum*, *Piper* и др.), в которых жизненные формы представлены несколькими группами – однолетними и многолетними травами, деревьями и кустарниками. Даже второй по числу видов род семейства Осоковых – сыть *Cyperus* (в нём насчитывают около 600 видов) – представлен однолетниками, коротко- и длиннокорневищными многолетниками, корневищно-клубнелуковичными многолетниками. Каждая из этих групп жизненных форм у сытей, в свою очередь, достаточно разнообразна. Дополнить это сравнение можно тем, что осоки и сыти принадлежат разным подсемействам осоковых и что сыти являются обитателями главным образом тропического пояса Земли.

Разнообразие жизненных форм осок определяется тем или иным сочетанием нескольких морфологических и биологических признаков. Как мы видим, некоторые морфологические признаки, характеризующие жизненные формы других родов в семействе Cyperaceae, у осок отсутствуют. Кроме клубнелуковиц, это столоновидные «воздушные» дуговидные побеги, которые укореняются своими верхушками. Следовательно, «разрешённые пути» соматической эволюции осок ограничены некоторыми пределами, и это несмотря на то, что разные группы видов этого рода эволюировали в разных экологических условиях – как по пути гидроморфогенеза, так и по пути ксероморфогенеза. Разнообразие местообитаний, в которых произрастают виды этого рода, значительно: от морских побережий в тундровой зоне до субнивального пояса высокогорий на высоте более 5000 м н.у.м. в Гималаях.

«Однообразие» жизненных форм осок интересно ещё с одной точки зрения. Дело в том, что молекулярно-генетические исследования многих систематических групп позволили изменить представления (парадигму) об особенностях эволюции жизненных форм в различных систематических группах растений. Представление о «долговременной» и «однонаправленной» эволюции не поддерживается, а констатируется, что эта эволюция не была однонаправленной и что одна и та же жизненная форма возникала неоднократно по ходу эволюции какой-то группы. Вопреки старым суждениям о том, что однолетники возникли от многолетников, обнаруживаются случаи эволюции в противоположном направлении. У осок же эволюция шла на основе трансформации биоморф в пределах условно одной и той же группы жизненных форм.

Согласно одной из точек зрения, первыми покрытосеменными были травянистые растения (Тахтаджян, 1983), поскольку трансформация и специализация именно этой биоморфы на дальнейших путях эволюции могли происходить в разных направлениях. Здесь проявилось несколько модусов морфологической эволюции: полимеризация, олигомеризация, агрегация и срастание гомологичных органов, компенсационные отношения, гетеробатмия и неотения. Не касаясь специально всех этих модусов эволюции осок, отметим только, что в этом роде, возможно, некоторую роль играла так называемая «парциальная неотения» в виде итеративного ветвления побегов. При итерации, сопровождающейся формированием в течение одного вегетационного периода нескольких репродуктивных побегов, происходит быстрый переход ранней стадии развития побега во взрослую стадию. Этот процесс коснулся разнообразных групп осок, которые не находятся в тесных родственных отношениях между собой.

Если обратиться к вопросу о корреляции между отдельными жизненными формами осок и разнообразными занимаемыми ими местообитаниями, то прямая положительная связь здесь обнаруживается редко.

Безусловным исключением являются кочкообразующие виды, которые приурочены к сырым и холодным местообитаниям в таёжной и тундровой зонах, и которые в процессе индивидуального развития превращаются из гемикриптофитов в хамефиты. При этом у данной биоморфы возобновление побегов у разных видов может быть вне- или внутривлагалищным. Аналогичным образом возобновление побегов у дерновинных степных видов осок может быть различным: у *C. hordeistichos* Vill. и *C. secalina* Wahlenb. побеги внутривлагалищные, а у C. *diluta* Bieb. – вневлагалищные. Из этих и множества других подобных примеров у осок (и других видов из разных семейств), на наш взгляд, следует, что морфологические и физиологические механизмы адаптации находятся в сложном взаимодействии, чем и объясняется отсутствие прямых связей (ясных корреляций) между биоморфами и экотопами. «Адаптационистское мышление» даже в экологической морфологии не должно быть единственным аргументом.

**Список литературы**


*Алексеев Ю.Е.* 1996. Осоки (морфология, биология, онтогенез, эволюция). – М.: Аргус. 251 с.

*Алексеев Ю.Е., Филатова И.О.* 1997. Изменчивость жизненной формы осоки овальной (*Carex ovalis* Good.) // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 102. № 4. С. 48–51.

*Батыгина Т.Б., Брагина Е.А., Ересковский А.В., Островский А.Н.* 2006. Живорождение у растений и животных: беспозвоночных и низших хордовых. Учебное пособие. – СПб.: Изд-во Санкт-Петерб. ун-та. 134 с.

*Дымина Г.Д.* 1979. Строение и признаки отличия вегетативных органов у дерновинных и кочкообразующих осок Приамурья // Биол. науки. № 10. С. 61–69.

*Егорова Т.В.* 1999. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Санкт-Петерб. гос. химико-фармацевтическая академия; Сент-Луис: Миссурийский ботан. сад. 772 с.

*Кречетович В.И.* 1935. Род *Carex* L. // Флора СССР. Т. 3. – М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 124–466.

*Маркаров А.М., Маслова СП.* 1998. Формирование подземных побегов травянистых многолетних растений // Тр. Коми НЦ УрО РАН. № 158. С. 93–99, 111.

*Серебряков И.Г.* 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т. 3 – М.; Л.: Наука. С. 146–208.

*Серебрякова Т.И.* 1972. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 1. – М.: ВИНИТИ. С. 84–169.

*Серебрякова Т.И.* 1977. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 82. № 5. С. 112–128.

*Тахтаджян А.Л.* 1983. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Бот. журн. Т. 68. № 12. С. 1593–1603.

*Barthelemy D., Caraglio Y.* 2007. Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. Bot. Vol. 99. P. 375–407.

*Bell A.D., Tomlinson P.B.* 1980. Adaptive architecture in rhizomatous plants // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 80. № 2. P. 125–160.

*Bernard J.M.* 1990. Life history and vegetative reproduction in *Carex* // Can. J. Bot. Vol. 68. № 7. P. 1441–1448.

*Braun A.* 1853(1852). Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältniss zur Species, Generationsfolge, Generationswechsel und Generationstheilung der Pflanze (Erster Theil) // Physik. Abh. Königl. Acad. Wissensch. Berlin. S. 19–122.

*Callme A.* 1887. Ueber zweigliedrige Sprossfolge bei den Arten der Gattung *Carex* // Ber. Dtsch. Bot. Ges. Bd. 5. S. 203–205.

*Cayouette J., Catling P.M.* 1992. Hybridization in the genus *Carex* with special reference to North America // Bot. Rev. Vol. 58. № 4. P. 351–440.

*Čelakovsky L.* 1864. Pflanzenmorphologische Mittheilungen // Lotos Zeitsch. Naturwiss. Prag. Jh. 14. S. 18–21.

*Davis P., Heywood V.H.* 1963. Principles of Angiosperm taxonomy. – Edinburg; London: Oliver and Boyd. 558 p.

*Foerster E.* 1982. Schlüssel zum Bestimmen von dreizeilig beblättern Riedgräsern des nordwestdeutschen Flachlandes nach vorwiegend vegetativen Merkmalen // Götting. Florist. Rundbrife. Bd. 16. Hf. 1–2. S. 3–21.

*Govaerts R., Simpson D.A., Goetgheber P., Wilson K.L., Egorova T., Bruhl J.* 2007. World checklist of Cyperaceae. – Kew: Royal Botanic Gardens. XII + 765 p.

*Guibert C, Civeyrel L., Linder P.* 2009. Male and female separation event trapped in a species tree // Taxon. Vol. 58. № 1. P. 172–180.

*Holm Th.* 1896. Studies upon the Cyperaceae. I. On the monopodial ramification in certain North American species of *Carex* // Amer. J. Sci. Vol. 1. № 5. P. 348–350.

*Krumbiegel A.* 1999. Growth forms of biennal and pluriennal vascular plants in central Europe // Nordic J. Bot. Vol. 19. № 2. P. 217–226.

*Kükenthal G.* 1909. Cyperaceae – Caricoideae // A. Engler (Hrsg.) Das Pflanzenreich: Regni vegetabilis conspectus. Bd. 4. № 20. – Leipzig: Gebrüder Borntraeger. S. 1–824.

*Martens J.L.* 1939. Some observations on sexual dimorphism in *Carex picta* // Amer. J. Bot. Vol. 26. № 2. P. 78–88.

*Mc Steen P., Leyser O.* 2005. Shoot branching // Ann. Rev. Plant Biol. Vol. 56. 353–374.

*Mora L.F.* 1960. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und verleichenden Morphologie der Cyperaceen // Beitr. Biol. Pflanzen. Bd. 35. Hf. 2. S. 253–341.

*Müller-Doblies D., Weberling F.* 1984. Über Prolepsis und verwandte Begriffe // Beitr. Biol. Pflanz. Bd. 59. № 1. S. 121–144.

*Pax F.* 1887. Cyperaceae // Engler A., Prantl K. (Hrsgn.) Die natürlichen Pflanzenfamilien. Teil II. Bd. 2. – Leipzig: Wilhelm Engelmann. S. 98–126.

*Poinar G.O., Rosen D.J.* 2010. *Paleocharis nearctica* gen. and sp. nov. (Cyperaceae) in Cretaceous Canadian amber // J. Bot. Res. Inst. Texas. Vol. 4. № 2. P. 685–690.

*Reznicek A.A. Catling P.M.* 1986. Vegetative shoots in taxonomy of sedges (*Carex,* Cyperaceae) // Taxon. Vol. 35. № 3. P. 495–501.

*Schmid B.* 1984. Life histories in clonal plants of the *Carex flava* group // J. Ecol. Vol. 72. № 1. P. 93–114.

*Starr J.R., Ford B.A.* 2009. Phylogeny and Evolution in Cariceae (Cyperaceae): Current knowledge and future directions // Bot. Rev. Vol. 75. P. 110–137.

*Sussex I.M.* 1989. Developmental programming of shoot meristem // Cell. Vol. 56. P. 225–229.

*Troll W.* 1964. Die Infloreszenzen. Bd. 1. – Jena: Gustav Fischer Verlag. 615 S.

Wydler H. 1844. Morphologische Mittheilungen. 3. Axenzahl der Gewächse // Bot. Zeit. Bd. 2. Stuck 37. S. 641–643.

# МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ, МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ РОДА *CAROXYLON* THUNB. SENSU LATISSIMO (Caroxyloneae, Chenopodiaceae Juss.)

***Т.А. Фёдорова***

Feodorova T.A. MORPHOLOGICAL, MOLECULAR PHYLOGENETIC AND TAXONOMIC STUDY OF THE GENUS *CAROXYLON* THUNB. SENSU LATISSIMO (CAROXYLONEAE, CHENOPODIACEAE JUSS.). Our molecular phylogenetic analysis revealed monophyly of the sections *Caroxylon* and *Tetragonae* of the genus *Caroxylon*. Their morphological similarity in the characters of pubescence and trichome types allows genus *Caroxylon* sensu stricto to be recognized. All members of this group are uniform in their habit. This group is close to the section *Belanthera* by pubescence, but their close relationships have not yet been supported by molecular data.

In our molecular phylogenetic study, the annual species that were previously assigned to the genus *Nitrosalsola*, are placed together with undershrubs belonging to the section *Vermiculata* of the genus *Caroxylon*, this placement is well supported by shared presence of trichomes of the same type. Since section *Vermiculata* is monophyletic and its relationships with sections *Caroxylon* and *Tetragonae* remain unclear, we suggest placing it in the genus *Nitrosalsola* with a type species *Nitrosalsola nitraria*. We believe that annual species have evolved from undershrubs in course of colonization of new substrates, particularly sandy habitats. In these annual species, phellogen differentiation in the basal parts of the main stem followed by periderm formation can be regarded as an atavism of undershrub ancestors.

Species of sections *Cardiandra* and *Malpigipila* are distinguishable by their peculiar pubescence but do not form a single clade and include both annuals and undershrubs. It is not yet possible to propose a plausible scenario of habit evolution in this group as species of derived and basal groups are not known.

Род *Caroxylon* описал Thunberg (1782, Nov. Gen. Pl. 2: 37 – цит. по: Цвелёв, 1996). Позже его включили в качестве секции в род *Salsola* (Fenzl, 1851). В.П. Бочанцев (1971, 1972, 1974а, 1974б, 1975а, 1975б, 1986) выделял в секции *Caroxylon* подсекции *Caroxylon, Tetragonae* Ulbrich, *Distichae* Botsch., *Irania* Botsch. и *Vermiculatae* Botsch. Позже Н.Н. Цвелёв (1996) восстановил род *Caroxylon* и включил в него также секции *Malpigipila* Botsch. и *Belanthera* Iljin. По данным молекулярно-филогенетического анализа (Akhani et al., 2007) *Caroxylon* стали рассматривать как род в широчайшем смысле, включая секцию *Cardiandra* Aellen, ранее относимую к роду *Salsola* s. lat. Филогенетические отношения между секциями рода *Caroxylon* по данным молекулярно-филогенетического анализа не ясны, также как и отношения внутри некоторых секций (Фёдорова, 2009).

Целью настоящего исследования стало подтверждение или опровержение этих таксономических преобразований на основании морфологических данных, выяснение значения некоторых морфологических признаков для систематики, а также выяснение происхождения однолетних жизненных форм.

## Материалы и методы

*1. Источники растений*

Были изучены образцы растений, хранящихся в гербариях университета Кейптауна (BOL) (Южно-африканская Республика), Ботанического института им. В.Л. Ко-

марова РАН (LE) и Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW), и из естественных популяций Нижнего Поволжья, Казахстана, собранные автором, и Монголии.

*2. Выделение ДНК, ПЦР, очистка ДНК, секвенирование ДНК*

Тотальная ДНК была изолирована с использованием Diatom DNA Prep 100 Kit для выделения ДНК (лаборатория Изоген, Москва) из гербарного материала как указано в протоколе. Для получения большего числа копий нужного участка проводили амплификацию с помощью полимеразной цепной реакции (ПЦР) (White et al., 1990) как указано в протоколе для набора Encyclo PCR Kit для амплификации ДНК (Евроген, Москва) с использованием праймеров ITSL: 5'-TCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTG-3'; ITS4 5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3' (White et al., 1990). Наличие продуктов ПЦР проверяли электрофорезом в 1% агарозном геле, используя в качестве буфера 1*TAE, с добавлением бромистого этидия для подтверждения наличия единственного продукта. Очистку ПЦР-продукта производили с помощью набора для очистки ДНК (Цитокин, Санкт-Петербург) как указано в протоколе. Очищенный ПЦР-продукт (от 0,3 до 1 мкл) каждого вида и соответствующие праймеры (прямой или обратный) высушивали и использовали для приготовления реакционных смесей для секвенирования. При секвенировании ITS1 и ITS2 дополнительно использовали пару внутренних праймеров 2 и 3 (White et al., 1990) – PrL: 5'-TCGTAACAAGGTTTCCGTAGGTG, Pr2: GCTGCGTTCTTCATCGATGC, Pr3: GCATCGATGAAGAACGCAGC, Pr4: TCCTCCGCTTATTGATATGC. Секвенирование участков ДНК проводили методом циклического секвенирования с использованием набора реагентов ABI Prism BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready reaction Kit v. 3.1. (PE Biosystems) с последующим анализом продуктов реакции на автоматическом секвенаторе ДНК ABI Prism 3730 Genetic Analyzer в Межинститутском Центре коллективного пользования «Геном» (Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН).

*3. Филогенетический анализ*

Автоматизированные секвенс-хроматограммы ДНК были вычитаны, отредактированы и выравнены с использованием программ Chromas 4.6 и Bioedit. Матрица для филогенетического анализа содержит 187 последовательностей для 170 видов из триб Salsoleae и Caroxyloneae, охватывающих большинство их родов и клад, согласно предыдущим исследованиям. Кроме секвенированных последовательностей, были использованы последовательности ITS1 и ITS2, полученные в предыдущих исследованиях других авторов, которые были взяты из базы данных NCBI GenBank с указанием номера ваучера (рис. 1). Внешняя группа была выбрана из представителей основных линий Chenopodiaceae как сестринских к Salsoleae и Caroxyloneae (Akhani et al., 2007). В рамках изучаемой группы к уже известным последовательностям ITS1 и ITS2 видов рода *Caroxylon* sensu latissimo было добавлено 12 новых последовательностей видов, относящихся к секциям *Caroxylon* (*Salsola albida* Botsch., *S. calluna* Fenzl ex Moq., *S. columnaris* Botsch., *S. tuberculata* Fenzl ex Moq.), *Tetragonae* (*S. humifusa* C.A. Sm. ex A.E. Brueckner), *Belanthera* (*S. azaurena* Mouterde.), *Cardiandra* (*S. chorassanica* Botsch., *Caroxylon cyclophyllum* (Baker) Akhani et E.H. Roalson, *S. leptoclada* Gand.), *Vermiculatae* (*S. acanthoclada* Botsch., *S. baryosma* (Schult.) Dandy, *S. praemontana* Botsch). Для части видов новые комбинации обнародованы не были, т.к. они ранее не анализировались, поэтому они мной приводятся как виды рода *Salsola*. Для большинства видов впервые установлено их филогенетическое положение.

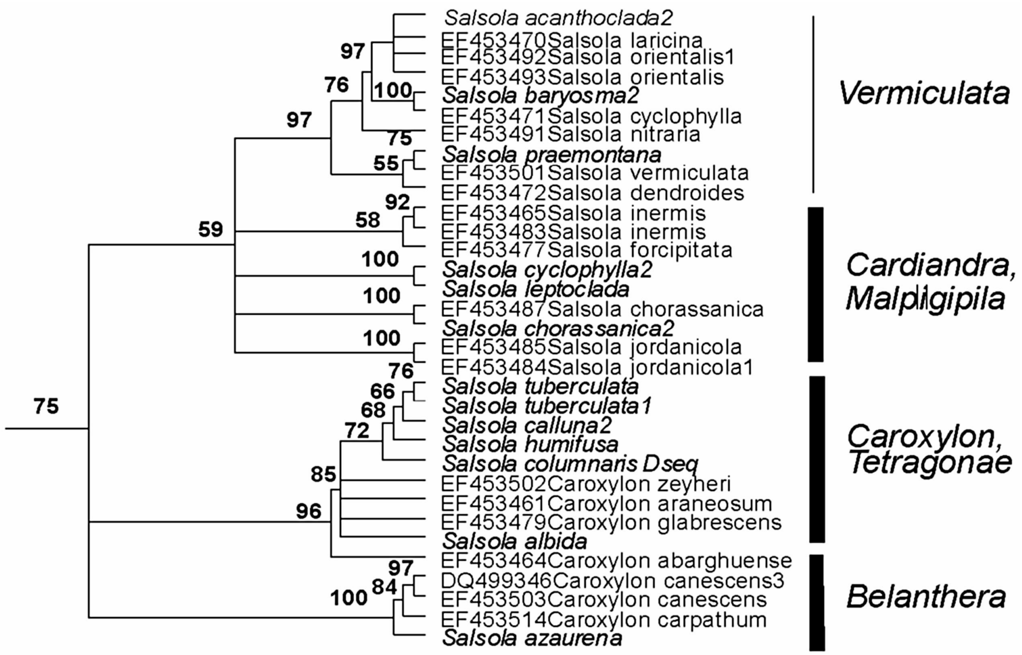



**Рис. 1.** Фрагмент Maximum Parsimony древа трибы Caroxyloneae (род *Caroxylon* и секции рода *Salsola*)

Числа над ветвями показывают значение bootstrap поддержки. Курсивом указаны виды, последовательности которых проанализированы впервые

Филогенетические деревья были построены методами максимальной экономии (Maximum Parsimony, далее MP) в филогенетической программе PAUP 4.0b8 (Swofford, 2001) и NJ. Для MP-анализов использовали эвристический поиск лучшей топологии с оптимизацией методом TBR, поиск проводили 100 раз со случайным порядком добавления видов, в каждом поиске сохраняли по 1000 наиболее экономных деревьев. Был выполнен анализ 10 млн. генераций, деревья из первых 6 млн. генераций в дальнейшем не рассматривали. Для оценки устойчивости топологии полученных деревьев применяли метод бутстрепа (bootstrap) (Felsenstein, 1985; Hillis, Bull, 1993), при котором путём многократного взятия случайных выборок признаков производится набор псевдоданных. Для каждого такого набора строится своё дерево в соответствии с выбранным методом реконструкции филогении, а затем на основе всех полученных деревьев строится одно консенсусное. Частота, с которой та или иная группировка появляется в результатах обработки псевдоданных, показывает меру её поддержки. При бутстреп-анализе проводили 1000 повторений, в каждой реплике проводили эвристический поиск оптимальной топологии со случайным порядком добавления таксонов и сохраняли по 1000 деревьев. В данной работе приводится фрагмент MP дерева – клада рода *Caroxylon* sensu latissimo.

Названия таксонов даны согласно новым комбинациям (Akhani et al., 2007) кроме секций *Cardiandra, Malpigipila* и *Vermiculatae*, для отнесения видов которых к роду *Caroxylon*, на наш взгляд, недостаточно морфологических и молекулярно-филогенетических оснований.

*4. Морфологический анализ трихом*

Части побегов и листьев видов растений, относящихся к секциям *Belanthera, Cardiandra, Malpigipila* рода *Salsola* и секциям *Caroxylon, Tetragonae* и *Vermiculatae* рода *Caroxylon* (в понимании В.П. Бочанцева) напыляли золотом-палладием и платиной-палладием и анализировали на Аналитическом Сканирующем Электронном Микроскопе JEOL JSM-6380 LA (JEOL Ltd., Tokyo, Japan), оснащённом цифровой камерой, при напряжении 25 кВ в Межкафедральной Лаборатории Электронной Микроскопии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

Изученные виды:

1. Секция *Belanthera*

*S. azaurena* Mouterde

2. Секция *Caroxylon*

*S. albida* Botsch., *C. aphyllum* (L. f.) Tzvelev, *S. apterygea* Botsch., *S. barbata* Aellen, *S. calluna* Fenzl ex Moq., *S. columnaris* Botsch., *C. cyclophyllum* (Baker) Akhani et E.H. Roalson, *S. dinteri* Botsch., *S. esterhuyseniae* Botsch., *S. gemmifera* Botsch., *C. glabrescens* (Burtt Davy) Akhani et E.H. Roalson, *S. kalaharica* Botsch., *S. merxmuelleri* Aellen, *S. namibica* Botsch., *S. nollothensis* Aellen, *S. rabieana* Verdoorn, *S. tuberculata* Fenzl ex Moq., *S. tuberculatiformis* Botsch., *C. zeyheri* Moq.

3. Секция *Tetragonae*

*S. decussata* C.A. Smith ex Botsch., *S. geminiflora* Fenzl ex C.H. Wright., *S. humifusa* C.A. Sm. ex A.E. Brueckner, *S. tetragona* Delile

4. Секция *Vermiculatae*

*S. laricina* Pall., *S. incanescens* C.A. Mey., *S. nitraria* Pall.

5. Секция *Cardiandra*

*S. forcipitata* Iljin, *S. leptoclada* Gand., *S. implicata* Botsch., *S. sclerantha* C.A. Mey., *S. turkestanica* Litv.

6. Секция *Malpigipila*

*S. gemmascens* Pall.

Типы опушения были сопоставлены с филогенетическим деревом группы.

*5. Анализ побеговых систем.*

Изучены особенности жизненных форм и анатомическое строение побегов.

Изученные виды:

1. Секция *Belanthera*

*S. azaurena*.

2. Секция *Caroxylon*

*S. albida*, *C. aphyllum*, *S. apterygea*, *S. barbata*, *S. calluna*, *S. columnaris*, *C. cyclophyllum*, *S. dinteri*, *S. esterhuyseniae*, *S. gemmifera*, *C. glabrescens*, *S. kalaharica*, *S. merxmuelleri*, *S. namibica*, *S. nollothensis*, *S. rabieana*, *S. tuberculata*, *S. tuberculatiformis*, *C. zeyheri*.

3. Секция *Tetragonae*

*S. decussata*, *S. geminiflora*, *S. humifusa*, *S. tetragona*.

4. Секция *Vermiculatae*

*S. laricina*, *S. incanescens*, *S. nitraria*.

5. Секция *Cardiandra*

*S. forcipitata*, *S. leptoclada*, *S. implicata*, *S. sclerantha*, *S. turkestanica*.

6. Секция *Malpigipila*

*S. gemmascens*.

## Результаты

### Молекулярно-филогенетический анализ

Из полученной нами кладограммы мы взяли фрагмент, который включает виды, относящиеся к роду *Caroxylon*. Согласно нашим данным, в роде *Caroxylon* в широчайшем смысле выделяются три хорошо поддержанные клады (см. рис. 1). Первая клада содержит часть видов, которые относят к секции *Belanthera* p. p., вторая клада – виды секций *Caroxylon* и *Tetragonae*, третья клада включает виды секции *Vermiculatae* и однолетние виды (*S. nitraria, S. micranthera, S. incanescens, S. volkensii*), которые Ulbrich (1934) отнёс к секции *Nitraria* рода *Salsola*, а позже Н.Н. Цвелёв (1996) выделил в род *Nitrosalsola*. Родство видов секции *Vermiculatae* рода *Caroxylon*, являющихся полукустарниками, и однолетних видов, отнесённых к роду *Nitrosalsola*, позволяет объединить их в рамках одного рода *Nitrosalsola* с типовым видом *Nitrosalsola nitraria*. Многолетние виды – полукустарники и кустарники – Ulbrich (l. c.) рассматривал в объёме секции *Ericoides* рода *Salsola*. В.П. Бочанцев (1975) объединил виды этих секций в ранге подсекции *Vermiculatae* секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola*, что подтверждают и наши молекулярно-филогенетические данные. Кроме того, в этой кладе без ясных взаимосвязей локализуются виды секций *Cardiandra* и *Malpigipila* и *S. gemmascens* (по данным Akhani et al., 2007), которые мы будем рассматривать как четвёртую группу.

### Морфологический анализ трихом

Характер опушения и типы трихом – важнейшие для диагностики и таксономии маревых морфологические признаки. Важнейшими признаками трихом являются строение основания и тела самого волоска: одно- или многоклеточность, характер сочленения клеток и разветвлённость или неразветвлённость верхней части трихомы, скульптура поверхности.

Секция *Belanthera*

Опушение *S. azaurena* густое. Трихомы неясно диморфные (длинные и более короткие), извитые, гладкие, прижатые к поверхности. Основание трихом многоклеточное. Тело волоска одноклеточное. Цветки и стебли могут иметь более длинные, многоклеточные трихомы (Фёдорова, 2010) (рис. 2).

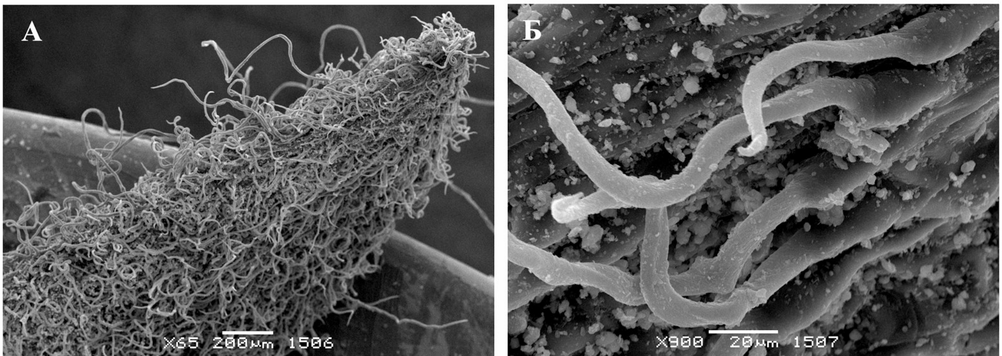



**Рис. 2.** Опушение (А) и отдельные трихомы (Б) *Salsola azaurena*

Секция *Caroxylon*

Опушение густое. Основание трихом многоклеточное.

Первая группа видов: *C. aphyllum, S. apterygea, S. barbata, S. calluna, S. kalaharica, S. merxmuelleri, S. namibica, S. nollothensis, C. rabieana, S. tuberculata* – имеет короткие, гладкие, прижатые к поверхности, одноклеточные в верхней части трихомы. Цветки и стебли могут иметь более длинные, многоклеточные трихомы (Фёдорова, 2010) (рис. 3).

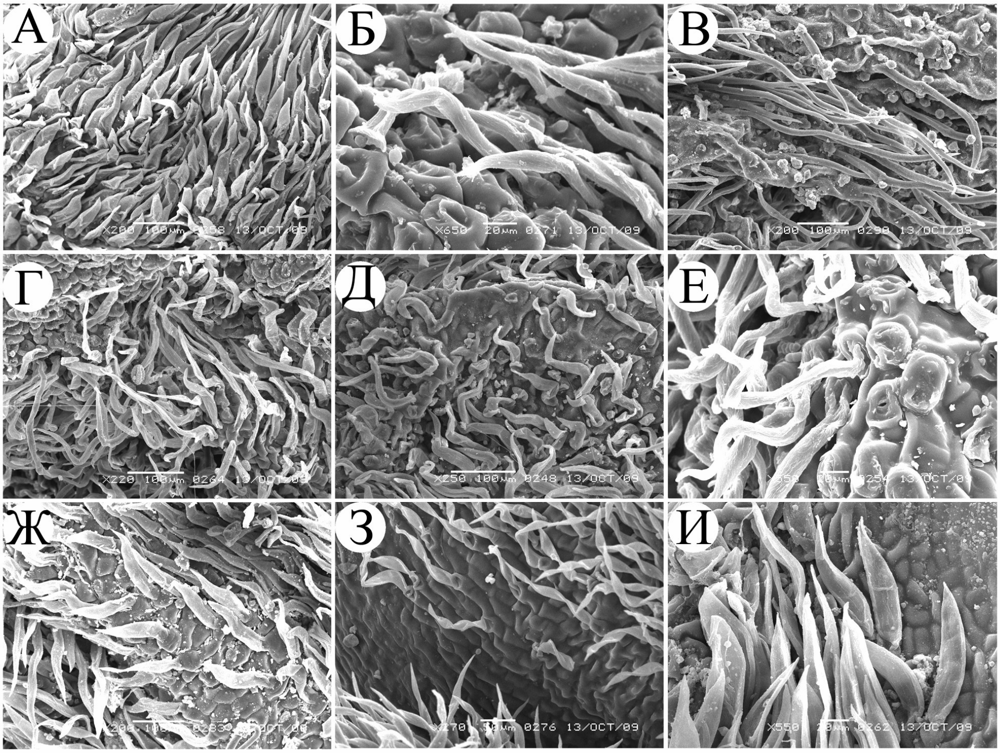



**Рис. 3.** Трихомы видов *Caroxylon aphyllum* (А), *Salsola apterygea* (Б), *S. barbata* (В), *S. kalaharica* (Г), *S. merxmuelleri* (Д), *S. namibica* (Е), *S. nollothensis* (Ж), *C. rabieana* (З) и *C. tuberculata* (И)

Вторая группа видов: *S. albida, S. dinteri, S. esterhuyseniae, S. gemmifera, C. glabrescens, C. zeyheri* – имеет длинные, курчавые, гладкие, многоклеточные трихомы (рис. 4). В целом виды с длинными, курчавыми, гладкими и многоклеточными трихомами из секции *Caroxylon* относятся к видам ранней дивергенции, тогда как *S. columnaris* относится к группе видов поздней дивергенции (Фёдорова, 2010) (рис. 1).

Секция *Tetragonae*

Виды *S. decussata, S. geminiflora, S. humifusa* имеют густое опушение. Основание трихом многоклеточное, верхняя часть трихомы одноклеточная, короткая, широкая, гладкая. Трихомы прижаты к поверхности. *S. tetragona* имеет несколько иное опушение: трихомы более длинные, узкие, верхняя часть трихом многоклеточная (рис. 5).

*C. cyclophyllum* (Baker) Akhani et E.H. Roalson В.П. Бочанцев отнёс к подсекции *Caroxylon* рода *Caroxylon* по наличию опушения из коротких и гладких трихом. На кладограмме этот вид занимает положение в кладе секций *Cardiandra + Malpigipila + Vermiculatae* (рис. 1) как сестринский вид к *S. leptoclada*, тогда как по данным Ak-

hani et al. (2007) *C. cyclophyllum* занимает сестринскую позицию (BP 100%) к *S. baryosma* (Северная Африка, Аравийский полуостров, Сирия).

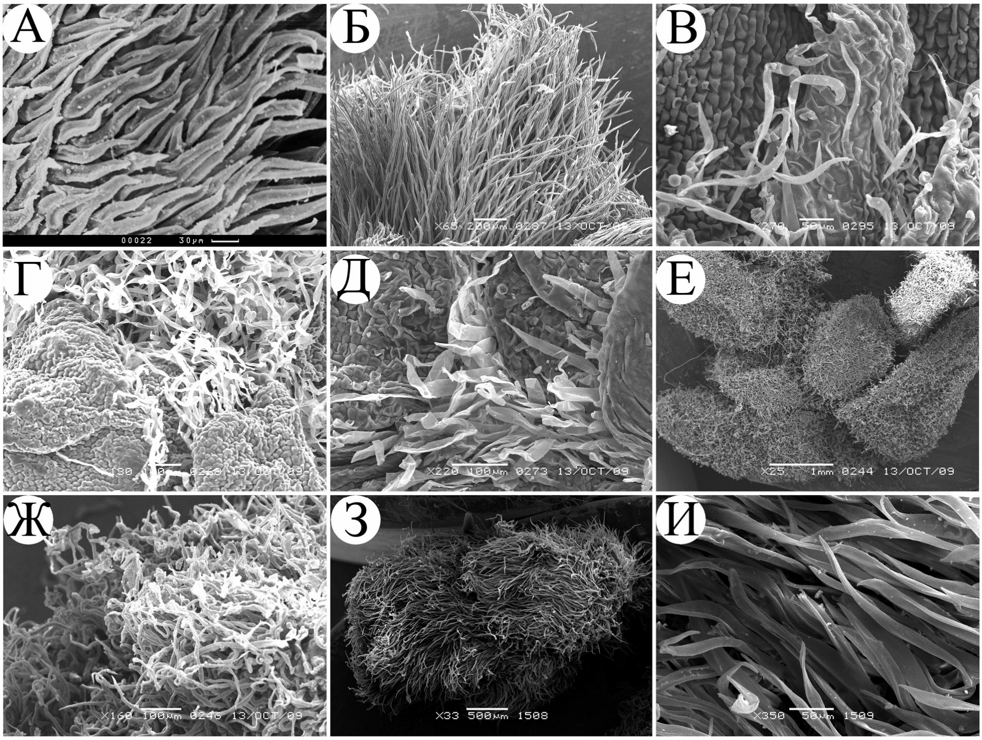



**Рис. 4.** Трихомы видов *Salsola albida* (А), *S. dinteri* (Б), *S. esterhuyseniae* (В), *S. gemmifera* (Г), *C. glabrescens* (Д), *C. zeyheri* (Е, Ж) и *S. columnaris* (З, И)

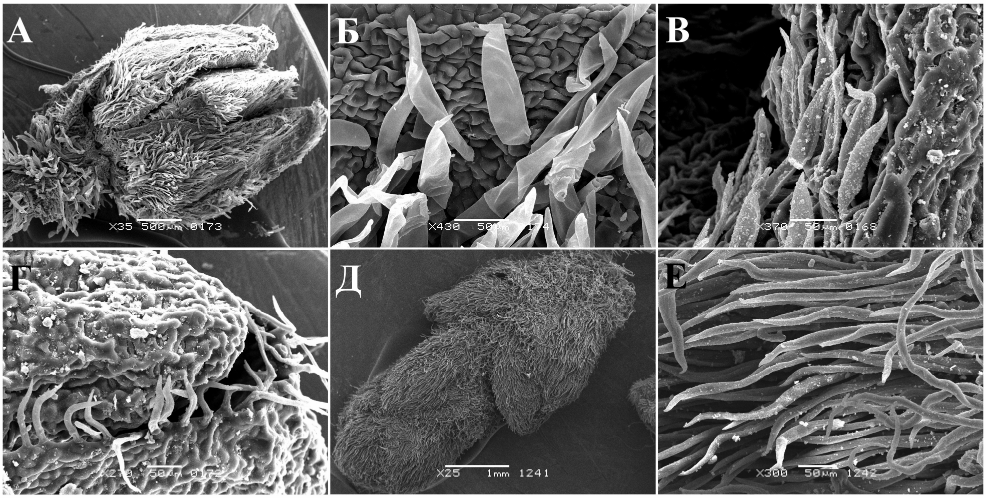



**Рис. 5.** Трихомы видов *Salsola decussata* (А, Б), *S. geminiflora* (В), *S. humifusa* (Г) и *S. tetragona* (Д, Е)

Секция *Vermiculatae*

Опушение *S. laricina* густое. Трихомы прямые, многоклеточные, что выглядит как членистость. Поверхность трихом покрыта довольно крупными шипами. Основание трихом многоклеточное, расширенное (рис. 6). Такой тип трихом был обнаружен также у *Camphorosma.*

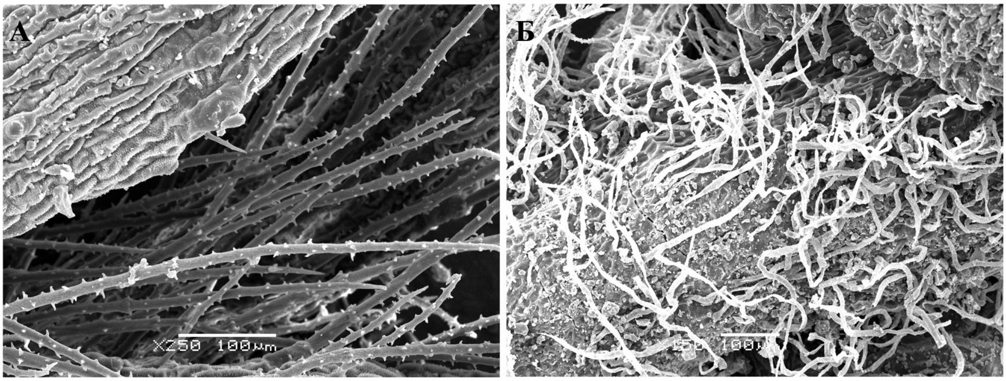



**Рис. 6.** Типы трихом у представителей секции *Vermiculatae*
А – шиповатые трихомы *S. laricina*; Б – извитые трихомы *S. nitraria*

Опушение *S. nitraria* густое. С возрастом трихомы на листьях и частях околоцветника опадают, тогда как на стебле трихомы сохраняются. Трихомы длинные, извитые, многоклеточные. Основания трихом многоклеточные и расширенные. Поверхность трихом шероховатая со сглаженными шипиками. При малом увеличении трихомы кажутся гладкими.

Секция *Cardiandra*

Опушение видов *S. forcipitata*, *S. leptoclada*, *S. implicata*, *S. sclerantha*, *S. turkestanica* состоит из трихом нескольких типов. Нижние части растений опушены длинными многоклеточными волосками, которые покрыты шипиками. Листья и части околоцветника покрыты пузыревидными волосками. Пузыревидные волоски состоят из многоклеточной ножки и крупной вздутой верхушечной клетки, которая может иметь любую форму – от округлой вздутой пузыревидной до трапециевидной и двухконечной, мальпигиевой, какие встречаются и у *S. gemmascens*. У видов секции *Cardiandra* в пределах одного растения встречается весь переходный ряд от пузыревидных клеток до мальпигиевых. Такие мальпигиевы трихомы отличаются от одноимённых трихом, встречающихся у представителей рода *Petrosimonia*. Скорее такой тип опушения ближе к мучнистому, так как трихомы имеют многоклеточное основание, ножку и верхняя клетка трихомы пузыревидная плоская, двурогая с заострёнными концами. Поверхность пузыревидных трихом гладкая (рис. 7). Наличие нескольких типов трихом на одном растении наводит на мысль о гибридном происхождении этих видов.

Секция *Malpigipila*

Опушение *S. gemmascens* густое. Трихомы называют мальпигиевыми, но на самом деле они резко отличаются от трихом с таким же названием, которые встречаются у представителей рода *Petrosimonia*. Этот тип опушения ближе к мучнистому, так как трихомы имеют многоклеточное основание, ножку и верхняя клетка трихо-

мы пузыревидная плоская, двурогая с заострёнными концами. Поверхность трихом гладкая (рис. 8). Возможно, что возникновение двуветвистых волосков типа «мальпигиевы» шло конвергентно в разных родах семейства Chenopodiaceae.

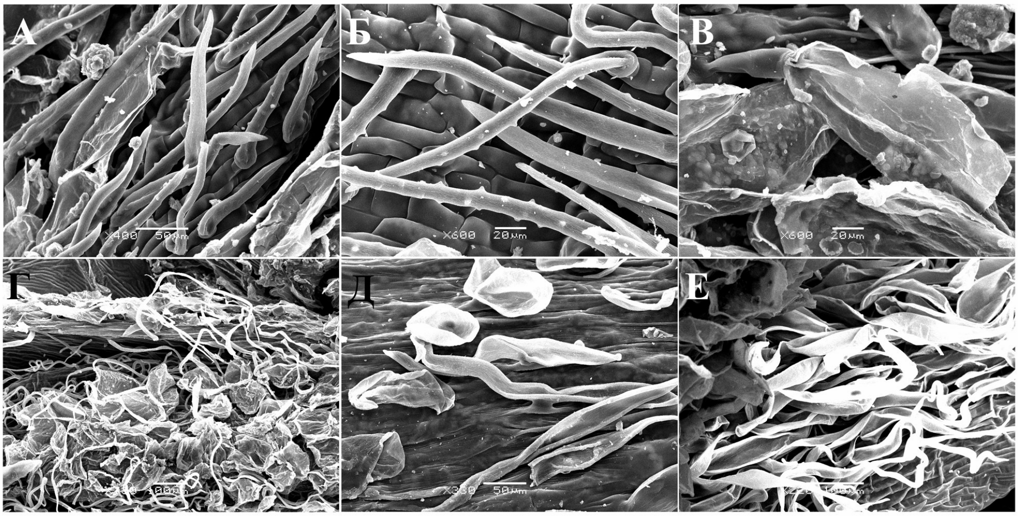



**Рис. 7.** Типы трихом у представителей секции *Cardiandra*

А, Б – шиповатые трихомы *S. forcipitata*, В – пузыревидные трихомы *S. forcipitata*, Г – извитые и пузыревидные трихомы *S. leptoclada*, Д – пузыревидные трихомы с округлой и двуветвистой верхними клетками *S. implicata*, Е – от пузыревидных до мальпигиевых трихом *S. sclerantha*

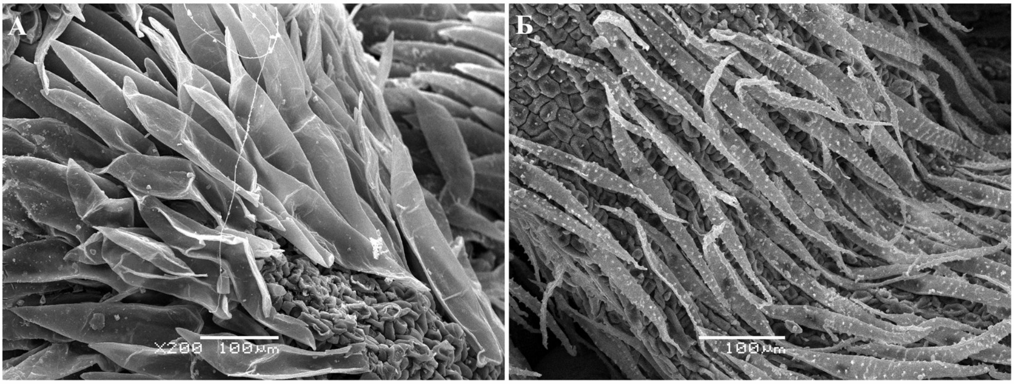



**Рис. 8.** Трихомы

А – пузыревидные «мальпигиевые» волоски *S. gemmascens*, Б – мальпигиевые волоски *Petrosimonia*

**Строение побеговых систем и эволюция жизненных форм**

Отечественная морфологическая школа крайне богата работами, посвящёнными изучению эволюции жизненных форм в отдельных семействах, родах, секциях, рядах видов. Конечно, судить о филогенетических отношениях внутри этих групп на основании морфологических данных возможно, но, как показывает опыт, не достаточно. На основании изучения молекулярной филогении было показано, что некото-

рые постулированные направления преобразований жизненных форм могут идти и в противоположном направлении, например, от однолетников к многолетникам или от водных к сухопутным формам. Поэтому для тех таксонов, филогения которых изучена, возможно и необходимо сопоставление результатов биоморфологического анализа с имеющимися молекулярно-филогенетическими системами.

Изучение особенностей жизненных форм, встречающихся в роде *Caroxylon* в широчайшем смысле, направлений эволюции и конкретных путей преобразований жизненных форм обрело серьёзную материальную основу в виде филогенетических деревьев, построенных на основании молекулярных данных.

Секция *Belanthera*

Часть видов секции *Belanthera*, которые относили к подсекции *Kochioides* Botsch., отнесены к роду *Caroxylon* и образуют в нём самостоятельную базальную кладу. Все виды этой секции – стержнекорневые базисимподиальные кустарники (*Salsola azaurena*) или полукустарники.

Тело взрослого генеративного растения представляет собой стержневой корень и систему оснований многолетних побегов, развившихся из почек возобновления. Однолетние побеги возобновления представляют собой полителические синфлоресценции. Их терминальное соцветие, или терминальная флоральная единица – открытый колос. Зона паракладиев нерегулярная, то есть паракладии первого порядка на всём протяжении зоны чередуются с цветками, причём вставка паракладиев не изменяет обычного для терминальной флоресценции порядка зацветания цветков. Можно говорить о ещё одной, синтетической, зоне, совмещающей в себе признаки терминальной флоральной единицы и зоны паракладиев. Далее располагается зона с паракладиями второго порядка. Зона торможения представлена в основании несколькими укороченными междоузлиями, выше развиваются удлинённые междоузлия. Часть зоны торможения становится зоной возобновления, и из её базальных почек, расположенных на укороченных междоузлиях в основании побега, каждый год возникают новые синфлоресценции (Фёдорова, 2006). Число междоузлий зоны торможения, которые войдут в зону возобновления, варьирует в зависимости от условий окружающей среды. Терминальное соцветие, зона паракладиев и часть зоны торможения отмирают. Формирование многолетней побеговой системы происходит за счёт базальной части зоны торможения-возобновления.

Секции *Caroxylon* и *Tetragonae*

Виды этих секций – стержнекорневые базисимподиальные кустарники или полукустарники.

Тело взрослого генеративного растения представляет собой стержневой корень и систему оснований многолетних побегов, развивавшихся из почек возобновления. Однолетние побеги возобновления представляют собой полителические синфлоресценции. Терминальное соцветие, или терминальная флоральная единица – открытый колос. Дистальная часть зоны паракладиев нерегулярная, в ней паракладии первого порядка чередуются с цветками, базальная часть зоны паракладиев несёт только паракладии второго порядка. Зона торможения с несколькими укороченными междоузлиями в основании, выше развиваются удлинённые междоузлия. Часть зоны торможения становится зоной возобновления, и из её базальных почек, расположенных на укороченных междоузлиях в основании побега, каждый год возникают новые синфлоресценции. Число междоузлий зоны торможения, которые войдут в зону во-

зобновления, варьирует в зависимости от условий окружающей среды. Терминальное соцветие, зона паракладиев и часть зоны торможения отмирают. Формирование многолетней побеговой системы происходит за счёт базального участка зоны торможения-возобновления.

Секция *Vermiculatae*

Виды этой секции – каудексные или стержнекорневые базисимподиальные кустарники или полукустарники и длительно вегетирующие однолетние растения (*S. incanescens* и *S. nitraria*).

Тело взрослого генеративного растения *S. dendroides* и *S. laricina* представляет собой каудекс или стержневой корень и систему оснований многолетних побегов, развившихся из почек возобновления. Однолетние побеги возобновления представляют собой полителические синфлоресценции. Терминальное соцветие, или терминальная флоральная единица – открытый колос. Зона паракладиев у *S. laricina* может быть как регулярной, несущей дистально паракладии первого, а базипетально второго и более высоких порядков, так и нерегулярной, когда паракладии первого порядка на всём протяжении соответствующего участка зоны чередуются с цветками, а базальная часть зоны паракладиев несёт только паракладии второго порядка. Зона торможения у *S. laricina* представлена 2–3 укороченными междоузлиями в основании синфлоресценции (рис. 9), у *S. dendroides* на некоторых побегах зона торможения может отсутствовать (рис. 10). По-видимому, столь короткая зона торможения целиком становится зоной возобновления, и из её базальных почек, расположенных на укороченных междоузлиях в основании побега, каждый год возникают новые синфлоресценции. Число междоузлий зоны торможения, которые войдут в зону возобновления, варьирует в зависимости от условий окружающей среды. Терминальное соцветие и зона паракладиев отмирают полностью. Формирование многолетней побеговой системы происходит за счёт почек зоны торможения-возобновления.

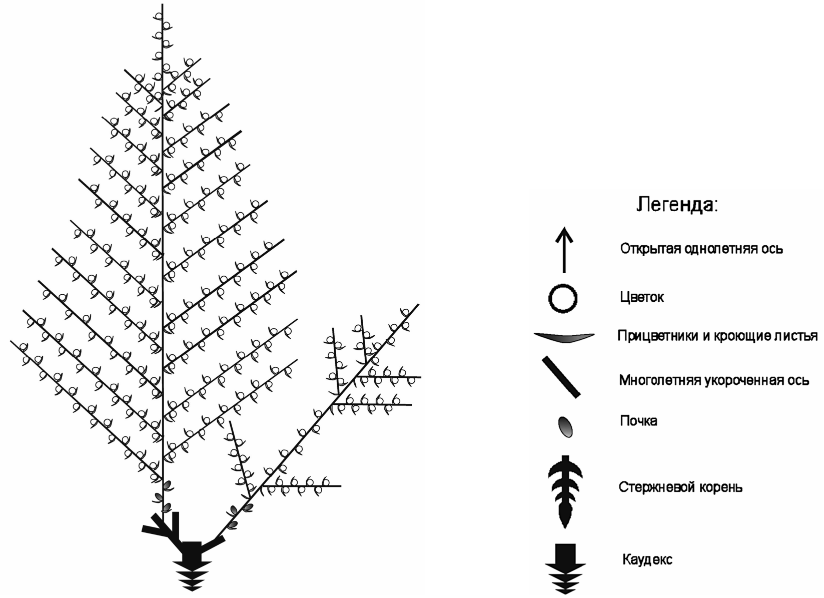



**Рис. 9.** Схема строения многолетней осевой системы и однолетнего побега – синфлоресценции *S. laricina*

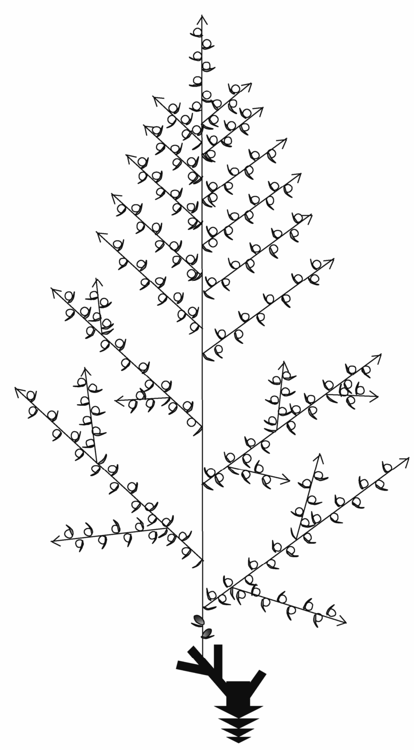


**Рис. 10.** Схема строения многолетней осевой системы и однолетнего побега – синфлоресценции *S. dendroides*

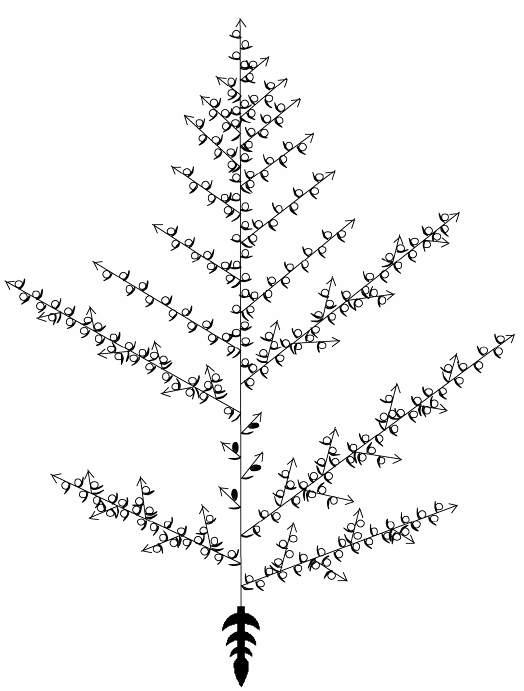


**Рис. 11.** Схема строения однолетнего растения *Salsola nitraria*

У полукустарничков в нижней части побегов возобновления или почти на всём их протяжении в первичной коре закладывается феллоген и формируется пробка.

Тело однолетнего растения *S. nitraria* состоит из главной оси, которая заканчивается терминальным соцветием – открытым колосом. Под ним располагается зона нерегулярных паракладиев, несущая паракладии первого порядка, которые чередуются с цветками, ещё ниже располагаются паракладии второго и более высоких порядков. Зона торможения у *S. nitraria* очень оригинальная. Она присутствует и представляет собой слаборазвитые паракладии почти в основании побега, которые, по-видимому, даже не развивают полноценных цветков. Естественно предположить, что на открытых пространствах у однолетних растений нет необходимости формировать зону торможения, которая впоследствии должна стать зоной возобновления, но генетическая память о ней присутствует в виде недоразвившихся паракладиев. Ниже могут формироваться и вполне развитые паракладии (рис. 11).

В нижней части побега однолетних растений *S. nitraria* в первичной коре закладывается феллоген, а еще ниже формируется пробка. В данном случае *S. nitraria* является видом, филогенетически производным от *S. dendroides*, который является полукустарником. Поэтому заложение феллогена и формирование пробки, а также наличие зоны торможения свидетельствуют о происхождении однолетних жизненных форм от многолетних и являются атавизмом.

Возможной причиной возникновения однолетних жизненных форм является освоение новых субстратов, в данном случае – переход с щебнистых и каменистых на слабо закреплённые, лёгкие песчаные субстраты, а механизмом – сокращение интенсивности работы феллогена и числа слоёв пробки.

Секции *Cardiandra* и *Malpigipila*

Виды секции *Cardiandra – S. chorassanica, S. forcipitata, S. implicata, S. inermis, S. jordanicola, S. leptoclada, S. sclerantha, S. stenoptera, S. turkestanica* – длительно вегетирующие однолетники. Виды не образуют самостоятельной клады, но со слабой поддержкой группируются с секцией *Vermiculatae* и друг с другом, например, *S. forcipitata* с *S. inermis*. Филогенетические отношения между видами по данным молекулярного анализа не ясны.

Тело однолетнего растения *S. leptoclada* состоит из главной оси, которая заканчивается терминальным соцветием – открытым колосом. Под ним располагается зона нерегулярных паракладиев, ветвящихся до второго порядка. Под разветвлёнными паракладиями располагаются паракладии первого порядка с зонами торможения. Ниже находится зона слаборазвитых паракладиев, не развивающих полноценных цветков и несущих только почки. Вероятно, эти паракладии развились в зоне торможения, в которой теперь нет необходимости, так как однолетним растениям нет необходимости формировать зону торможения, которая впоследствии станет зоной возобновления, но генетическая память о ней присутствует в виде недоразвившихся паракладиев (рис. 12).

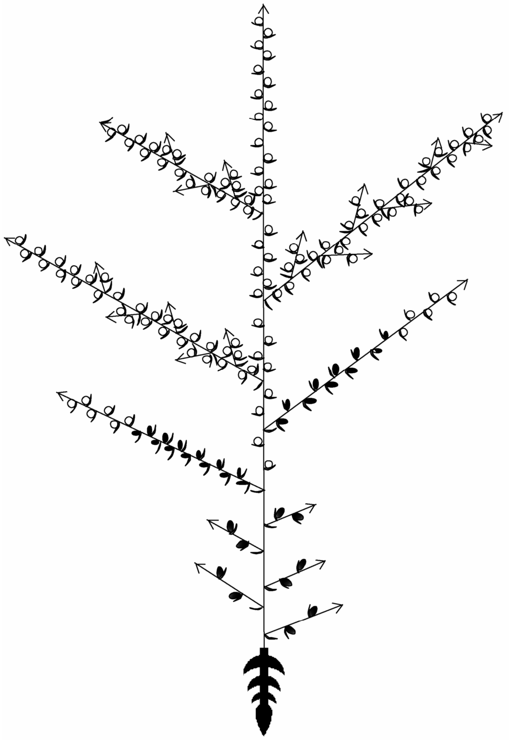


**Рис. 12.** Схема строения однолетнего растения *S. leptoclada*

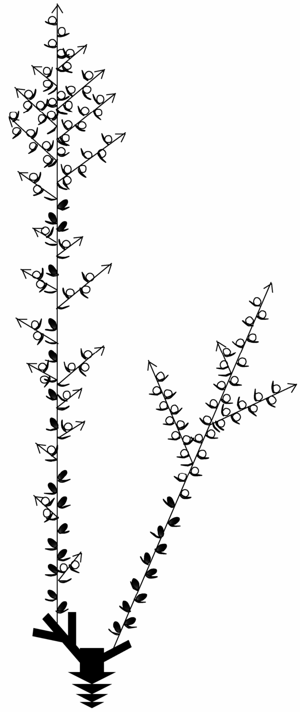


**Рис. 13.** Схема строения многолетней осевой системы и однолетних побегов – синфлоресценций *S. gemmascens*

В нижней части побега однолетних растений *S. leptoclada* в первичной коре закладывается феллоген, а ещё ниже формируется пробка. Хотя филогенетические связи этой группы неясны, но такие морфологические признаки как заложение феллогена, сохранение зоны торможения в том или ином виде, могут косвенно свидетельствовать о происхождении однолетников от древовидных многолетних жизненных форм.

В эту же группу попадает *S. gemmascens*, который относят к самостоятельной секции *Malpigipila* с ещё четырьмя, по-видимому, викарными видами. В отдельную секцию их выделяют по признаку жизненной формы и характеру опушения. Взрослое растение *S. gemmascens* – базисимподиальный полукустарничек со стержневым корнем или каудексом, который может редуцироваться при партикуляции. Тело растения состоит из укороченных оснований многолетних побегов, развившихся из почек возобновления. Однолетние побеги возобновления представляют собой полителические синфлоресценции. Терминальное соцветие, или терминальная флоральная единица – открытый колос. Зона паракладиев несёт паракладии первого порядка, которые чередуются с цветками на всём протяжении однолетнего побега. Зона торможения, как и зона паракладиев, нерегулярная, то есть паракладии чередуются с почками, из которых могут развиваться побеги возобновления. Число междоузлий зоны торможения, которые войдут в зону возобновления, зависит от условий среды (рис. 13).

Поскольку филогения этих видов внутри группы не установлена, то нельзя достоверно утверждать, какие жизненные формы производные – однолетние или многолетние полудревесные. С одной стороны, нерегулярность строения зон паракладиев и торможения-возобновления и ранняя редукция стержневого корня могут свидетельствовать о возникновении полукустарничков от однолетних жизненных форм. С другой стороны, аналогично видам предыдущей секции, можно предполагать, что однолетники в этой группе возникают из многолетников в связи с переходом с каменистых субстратов на новый субстрат – пески, песчано-глинистые солончаки. Только *S. forcipitata* встречается на горных склонах. Следовательно, необходимо продолжить молекулярно-филогенетические и морфологические исследования этой группы.

## Заключение

Данные молекулярно-филогенетического анализа свидетельствуют о монофилии секций *Caroxylon* и *Tetragonae* рода *Caroxylon*, а их сходство по таким морфологическим признакам как характер опушения и тип трихом позволяет рассматривать эту группу как род *Caroxylon* sensu stricto. Хотя эта группа и монотипна по признаку жизненной формы, но придавать существенное значение этому признаку как таксономическому, по-видимому, не стоит, так как в других близких группах наблюдается переход от одной жизненной формы к другой. С двумя этими секциями по признаку опушения сближаются представители секции *Belanthera,* но их прямое родство пока не подтверждается молекулярно-филогенетическими данными.

Однолетние виды, ранее отнесённые к роду *Nitrosalsola*, по данным молекулярно-филогенетического анализа объединяются с полудревесными видами секции *Verticulatae* рода *Caroxylon*, причём однолетние виды являются производными от полудревесных видов. Подтверждением этому также является закладка феллогена и

образование перидермы в основании побега первого порядка, что можно считать атавизмом и генетической памятью о полудревесных предках. Родство однолетних и полудревесных видов также хорошо подтверждается наличием трихом одного типа. Так как секция *Vermiculatae* монофилетична и её отношения с секциями *Caroxylon* и *Tetragonae* неясны, то в дальнейшем мы предлагаем рассматривать её в рамках рода *Nitrosalsola* (типовой вид *Nitrosalsola nitraria*).

Виды, относимые к секциям *Cardiandra* и *Malpigipila*, отличаются очень своеобразным опушением, состоящим из нескольких типов трихом, причём между крайними типами имеются переходы. Все изученные виды по данным молекулярно-филогенетического анализа не образуют монофилетической клады и включают виды разных жизненных форм – как однолетние, так и полудревесные. Сделать корректный вывод об эволюции жизненных форм в этой группе пока нельзя, так как неизвестны виды производных и базальных групп.

На основании молекулярно-филогенетических данных и анализа экологии видов можно предположить, что в секции *Vermiculatae* однолетние жизненные формы возникают из полудревесных в связи с освоением растениями новых субстратов, в частности с освоением песчаных местообитаний.

**Благодарности**

Автор благодарит к.б.н., старшего научного сотрудника Т.Х. Самигуллина за помощь в построении MP дерева.

**Список литературы**

*Бочанцев В.П.* 1969. Род *Salsola* L., краткая история его развития и расселения // Бот. журн. Т. 54. № 7. С. 989–1001.

*Бочанцев В.П.* 1971. Однолетние виды секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl. рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст. Т. 7. – СПб.: Наука. С. 142–145.

*Бочанцев В.П.* 1972. Виды подсекции *Tetragona* (Ulbrich) Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl. рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст. Т. 9. – СПб.: Наука. С. 140–154.

*Бочанцев В.П.* 1974а. Дополнение к «Видам подсекции *Tetragonae* (Ulbrich) Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl. рода *Salsola* L.» // Новости сист. высш. раст. Т. 11. – СПб.: Наука. С. 171–172.

*Бочанцев В.П.* 1974б. Виды подсекции *Caroxylon* секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст. Т. 11. – СПб.: Наука. С. 110–171.

*Бочанцев В.П.* 1975а. Виды подсекции *Vermiculatae* Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст. Т. 12. – СПб.: Наука. С. 160–194.

*Бочанцев В.П.* 1975б. Подсекция *Distichae* Botsch. секции *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl рода *Salsola* L. // Новости сист. высш. раст. Т. 12. – СПб.: Наука. С. 194–196.

*Бочанцев В.П.* 1986. *Irania* – новая секция рода *Salsola* L. // Бот. журн. Т. 71. № 10. С. 1400–1401.

*Фёдорова Т.А.* 2006. Летняя учебно-производственная практика по ботанике. Часть 4. Морфология соцветий / Тимонин А.К. (ред.) – М.: Изд. каф. высших растений биол. ф-та Моск. ун-та. 98 с.

*Фёдорова Т.А.* 2009. Триба *Salsoleae*: возможная история возникновения и расселения на основании молекулярной филогении и морфологических данных // Тр. восьмой

междунар. научно-практич. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии». Барнаул, 19–22 октября 2009 г. – Барнаул. С. 54–64.

*Фёдорова Т.А.* 2010. Таксономическое положение южноафриканских солянок (*Caroxylon* Thunb., секции *Caroxylon* и *Tetragona*) по данным морфологии и молекулярной филогении // XII Московское совещание по филогении растений, посвящённое 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: Материалы (Москва, 2–7 февраля 2010 г.). – М.: Т-во научных изданий КМК. С. 185–187.

*Цвелёв Н.Н.* 1996. Триба Salsoleae // Флора Восточной Европы. Т. 9. – СПб.: Мир и семья. С. 67–98.

*Akhani H., Edwards G.H., Roalson E.H.* 2007. Diversification of the Old World Salsoleae s. l. (Chenopodiaceae): molecular phylogenetic analysis of nuclear and chloroplast data sets and a revised classification // Int. J. Plant Sci. Vol. 168. № 6. P. 931–956.

*Felsenstein J.* 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap // Evolution. Vol. 39. P. 783–791.

*Fenzl E.* 1851. *Caroxylon* (Thunb.) Fenzl // von Ledebur C.F. Flora Rossica. Vol. 3. Part 2. 802 S.

*Hillis D.M., Bull J.J.* 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis // Syst. Biol. Vol. 42. P. 182–192.

*Swofford D.L.* 2001. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods). Version 4.0b10. Sunderland: Sinauer Associates.

*Ulbrich E.O.* 1934. Sect. *Ericoides* Ulbrich // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl. Bd. 16c. S. 565.

*White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J.* 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // Innis M., Gelfand D., Sninsky J., White T. (eds.). PCR protocols: a guide to methods and applications. – San Diego: Academic Press. P. 315–322.

# THE COMPLEX LEAVES OF *SANTOLINA PINNATA* VIV. (ASTERACEAE), A CONTINUAL MORPHOLOGICAL CHALLENGE

***R.K. Eberwein***

Эбервайн Р.К. Сложные листья *Santolina pinnata* Viv. (Asteraceae): проблемный объект морфологии. Листочки перистого листа *Santolina pinnata* прикрепляются к рахису поперечно. На тех же «узлах» рахиса (= Fiederjoch) располагаются листочки второго порядка, занимающие абаксиальное, а иногда и адаксиальное положение, что приводит к трёхмерной конструкции листа с «мутовками» листочков на рахисе. Проведено исследование морфогенеза таких листьев в контексте разных теоретических моделей. Полученные данные недостаточны для однозначного выбора между классической концепцией листа и концепцией листа как неполного побега. Необходимы дальнейшие исследования перистых листьев с поперечно прикрепляющимися к рахису листочками, поскольку детальное знание организации таких листьев важно для дальнейшей разработки понятий «лист» и «осевой орган».

The pinnate leaves of *Santolina pinnata* Viv. show remarkable characteristics: leaflets are orientated transversally and up to 4–6 leaflets are inserting at one ‘node’ (= Fiederjoch) and therefore they form a ‘whorl’. The resultant leaf is tridimensional and not flattened. This unusual shape has always been confusing and it still is. Sattler & Rutishauser (1992) and Eberwein (1996) are discussing possible effects of an interpretation of such leaves in the context of the theory of the spermatophyte leaf. Nevertheless, the ontogeny of pinnate leaves with transversally orientated leaflets was subject of remarkably few studies. Examples of taxa close to *S. pinnata* can be found in Schaeppi (1937), Troll (1939), Jansa (1940), Müllerott (1940), Sattler & Rutishauser (1992) and Eberwein (1996). The range of interpretation reaches from short shoots with small leaves in whorls (Jansa, 1940) up to pinnate leaves (Schaeppi, 1937; Troll, 1935, 1939; Müllerott, 1940; Eberwein, 1996; and others) and finally to partial shoots (see Sattler, Rutishauser, 1992). In a recent publication, leaves of *S. chamaecyparissus* L., which are similar to *S. pinnata,* were described as “... spatulate to linear in shape, pinnately lobed (profoundly divided) ...” and their tridimensional structure was completely neglected (El-Sahhar et al., 2011). Because of this unsatisfactory situation, we want to present the ontogeny of a concrete example of transversally initiated pinnae to give rise to further examinations and discussions.

## Materials & methods

Plants of *S. pinnata* were cultivated in the botanical garden of the University of Vienna. Samples for studies were fixed in 70% ethanol, dissected, dehydrated with formaldehyde dimethyl acetat and critical-point dried (Gerstberger, Leins, 1978). After the following fine-preparation they were coated with gold in a sputter coater (Balzers) and investigated by means of a SEM (Jeol T300) at 10kV.

## Results

The shoot apex of *S. pinnata* is comparatively flat and about 80–100 μm broad (Figs 1a,a′; 3a). Young leaf primordia are initiated at the side of the apex as small bulges with acute tip. A remarkable meristematic activity on the adaxial as well as on the abaxial side of the leaf primordium results in a more or less rounded (in cross-section) primordium. A ternation of the marginal meristem (= blastozone sensu Hagemann & Gleissberg (1996))

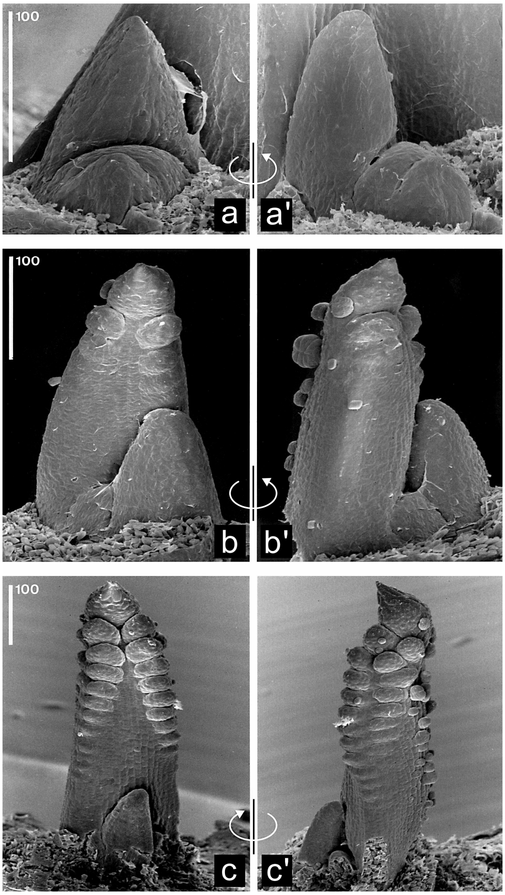



**Fig. 1.** Leaf ontogeny of *Santolina pinnata*

a – young leaf primordia (a′ turned 90°);
b – development of transverse leaflets (b′ turned 90°);
c – forming of additional, abaxial leaflets (c′ turned 90°).
Scale bar = 100 μm

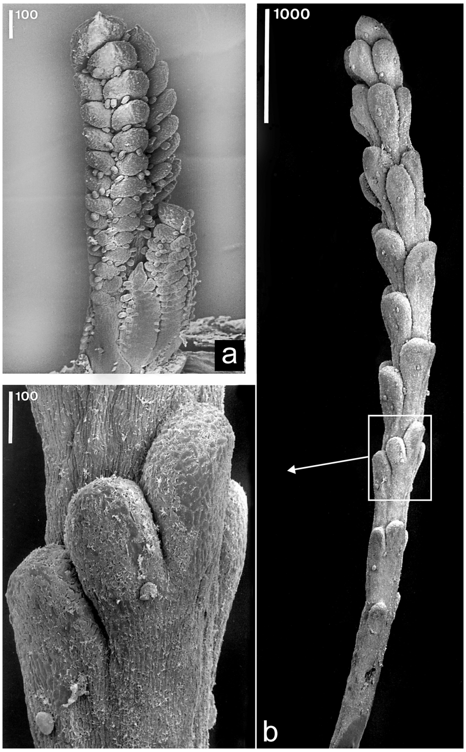



**Fig. 2.** Leaves of *Santolina pinnata*

a – bud with young leaves, transverse leaflets are still orientated 90° to the longitudinal plane;
b – bent (acrovergence) young leaf before extension, transversal leaflets with oblique orientation.
Scale bar = 100 μm (a, insert), 1000 μm (b)

leading to a differentiation of upper and lower leaf is not visible. The initiation of leaflets (pinnae) is basipetally (Figs 1b,b′,c,c′; 2a; 3b,c,d). The orientation of all leaflets is transversal, i.e. in adaxial – abaxial direction. Leaflets of second order form a second 'row' on the abaxial side of the blastozone and in some leaves a third row on the adaxial side (Figs 1c,c′; 2a,b; 3d,e,f). In the investigated plants, all leaflets of second order are inserting on the rhachis. Fig. 2b shows a young, immature leaf with leaflets prior to their extension. The leaf is slightly bent (weak acrovergence) and the insertion of the leaflets is therefore distorted.

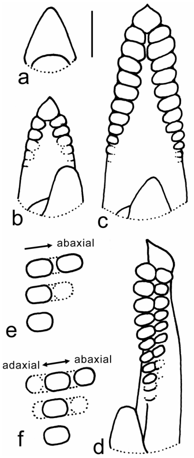



**Fig. 3.** Scheme of leaf development of *Santolina pinnata*

a–d – drawings after samples in Fig. 1, e–f – orientation of additional transverse leaflets. Scale bar = 100 μm

## Discussion

Pinnate leaves with transversally orientated leaflets play a crucial role in the interpretation of leaves in vascular plants. Although it has often been discussed how a 'leaf' can be defined (e.g., Hofmeister, 1868; Potonié, 1912; Arber, 1930; Goebel, 1933; Troll, 1939; Hagemann, 1970; Rutishauser, Sattler 1985; Scanlon, 2000; Rutishauser, Isler 2001), we have no widely accepted solution up to now. Whereas Scanlon (2000) focuses on two characters to define leaves (1. leaves are dorsiventrally asymmetrical (bifacial) at their inception and 2. leaves arise from a relatively large number of progenitor 'founder cells' recruited from the periphery of the shoot apical meristem), Rutishauser & Isler (2001) are presenting even nine criteria which "may be useful to define or describe typical leaves". Pinnate leaves with transversally orientated leaflets ("verticillate leaflet arrangement") are categorized as "less typical" (Rutishauser, Isler 2001: p. 1188).

Theoretical attempts to explain leaves with transversal leaflets have failed until now. A twisting of leaflets from longitudinal to transversal orientation due to an increased growth of the abaxial leaf-side (acrovergence) is impossible (Fig. 4). Leaflets become distorted but not twisted. The different height of insertion of leaflets of the first order and their ad- and abaxial descendants of the second order shown in Fig. 2b (extra magnification) is possibly due to acrovergence. Zigzag folding of the leaf blastozone (Fig. 5) resulting in transversally orientated leaflets is only theoretically possible. In the case of a basipetal leaflet initiation like in *S. pinnata*, the narrow folding should decrease in the basal leaf part. Basal leaflets would then show a rotation lower than 90° – in an extreme case 0°. Such phenomenon, however, could never be observed. Examinations of the similar example *Achillea wilhelmsii* (Eberwein, 1996) and further *Achillea* species with transversal leaflets (Valant-Vetschera, Kästner, 2000) yielded no evidence for a zigzag folding of the leaf blastozone. On the contrary, *A. wilhelmsii* shows basipetally a continuous narrowing of transversal leaflets resulting in a steady transition to the longitudinal dentation at the basal part of the lamina without any rotation (Eberwein, 1996). Many pinnate leaves – especially in Apiaceae – possess a rounded, subunifacial petiole and the basal pair of leaflets at the transition to the bifacial lamina is therefore turned in maximum to transversal position as shown in Fig. 6[II] (for examples see Troll 1939; Eberwein 1996). In the case of more than one pair of transversal leaflets per leaf, a repeated sequence of (sub)unifacial and bifacial segments has to be postulated (Fig. 6[III]; Troll 1939). Such a course of the blastozone could not be found.

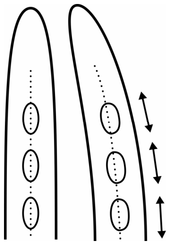


**Fig. 4.** Longitudinal leaflet inception. Slight distortion of leaflets due to acrovergence

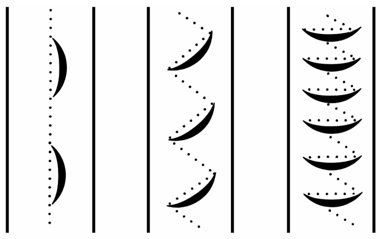


**Fig. 5.** Transversal leaflet inception as a result of blastozone-folding

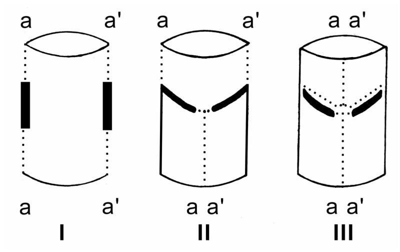



**Fig. 6.** Transversal leaflet inception as a result of unifaciality (after Troll, 1939: Fig. 1383)
I) bifacial leaf with longitudinal leaflet inception;
II) due to basal unifaciality leaflets get a transversal orientation;
III) if leaves have more than one pair of leaflets with transverse orientation, repeated unifaciality has to be postulated

Sattler and Rutishauser (Sattler, Rutishauser 1992; Lacroix, Sattler 1994; Rutishauser 1995, 1999; Rutishauser, Isler 2001) understand transverse orientation of leaflets as an expression of a shoot-feature in leaves. Leaves of *S. pinnata* are therefore a perfect example to support their favoured 'continuum morphology' (Sattler, 1996) based on Arber's 'partial-shoot theory of the leaf' (Arber, 1950; Sattler, Rutishauser 1992). Nevertheless, leaves of *S. pinnata* show significant differences to shoots (Tab. 1).

*Table 1*

**Comparison of morphological characters of 'norm-shoots' and pinnate leaves of *S. pinnata***

| leaf of *S. pinnata* | 'norm-shoot' |
|---|---|
| growth duration determinate (limited) | growth duration indeterminate (unlimited) |
| no axillary meristems (leaflets) | axillary meristems (1eaves) |
| leaflet initiation basipetal | leaf initiation mostly acropetal (basipetal → syndesmy) |
| distichous with an angle of divergence smaller than 180° (ad- and abaxial side of the rhachis are unequal) | mono- to polystichous (if distichous, the angle of divergence is 180°) |
| formation of 'whorls' with more than 2 leaflets due to transverse initiation of leflets of the second order on the rhachis | formation of whorls with more than 2 leaves due to simultaneous leaf-initiation or successive leaf-initiation in plants with spiral phyllotaxis combined with longitudinal rhythm of node length |
| clearly visible blastozone (marginal meristem) | no blastozones sensu Hagemann & Gleissberg (1996) |

In context of the ‘Classical Approach’ (Hagemann, 1970; for definition and discussion of ‘Classical Approach’ see Rutishauser, Isler, 2001), a categorizing *S. pinnata*’s leaves as ‘partial shoots’ is unsatisfactory. On the other hand, the ‘Classical Approach’ needs a theoretical supplement to give an explanation for transversal leaflets. This theoretical supplement postulates a movement of morphological (not genetic) ‘programs’ (Eberwein, 1996). Recent publications focus on the expression of *KNOX* genes, which are considered typical for shoot apical meristems (SAM). *KNOX* genes are expressed throughout the SAM but normally they are excluded from founder cells of lateral organs (Bharathan, Sinha, 2001; Efroni et al., 2010; Uchida et al., 2010; Nowak et al., 2011). In leaf primordia of pinnate leaves of eudicots, *KNOX* genes are secondarily upregulated (Uchida et al., 2010). This can be interpreted as support of the ‘partial-shoot theory of the leaf’. Unfortunately, Nowak et al., (2011) found out, that the development of the pinnate leaf of the palm *Chamaedorea elegans* is *KNOX*-independent. Therefore, pinnate leaves in general urgently need further investigations to settle inconsistencies and to fill gaps of knowledge. In our opinion, a classification of researchers in ‘FAMmers’ (followers of Fuzzy Arberian Morphology) and ‘ClaMmers’ (followers of Classical Plant Morphology) (Rutishauser, Isler, 2001) does not really support an all encompassing discussion of the topic.

## Literature


*Arber A.* 1950. The natural philosophy of plant form. – Cambridge: Cambridge University Press. XIV + 247 p.

*Arber A.* 1930. Root and shoot in the angiosperms: a study of morphological categories // New Phytol. Vol. 29. P. 297–315.

*Bharathan G., Sinha N.R.* 2001. The regulation of compound leaf development // Plant Physiol. Vol. 127. P. 1533–1538.

*Eberwein R.K.* 1996. Bau und Ontogenese unkonventioneller Blätter des Typs ‚unifaziale Phyllome‘ und deren Beitrag zur Theorie des Spermatophytenblattes. – PhD Thesis. – Aachen: RWTH.

*Efroni I., Eshed Y., Lifschitz E.* 2010. Morphogenesis of simple and compound leaves: A critical review // Plant Cell. Vol. 22. P. 1019–1032.

*El-Sahhar K.F., Nassar D.M., Farag H.M.* 2011. Morphological and anatomical studies of *Santolina chamaecyparissus* L. (Asteraceae). I. Morphological characteristics // Research J. Agricult. Biol. Sci. Vol. 7. № 2. P. 294–302.

*Gerstberger P., Leins P.* 1978. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen an Blütenknospen von *Physalis philadelphica* (Solanaceae). Anwendung einer neuen Präparationsmethode // Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 91. S. 381–387.

*Goebel K.* 1933. Organographie der Pflanzen. Vol. 3 [3rd ed.] – Jena: Gustav Fischer. S. 1379–2078.

*Hagemann W.* 1970. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter // Bot. Jahrb. Syst. Bd. 90. S. 297–413.

*Hagemann W., Gleissberg S.* 1996. Organogenetic capacity of leaves: the significance of marginal blastozones in angiosperms // Pl. Syst. Evol. Vol. 199. P. 121–152.

*Hofmeister W.* 1868. Allgemeine Morphologie der Gewächse. – Leipzig: Engelmann. 664 S.

*Jansa A.* 1940. Systematisch-anatomische Blattuntersuchungen an Korbblütlern. – PhD Thesis. – Vienna: Univ. Vienna.

*Lacroix C., Sattler R.* 1994. Expression of shoot features in early leaf development of *Murraya paniculata* (Rutaceae) // Can. J. Bot. Vol. 72. P. 678–687.

*Müllerott M.* 1940. Vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Zwischenfieder- und Stipellenbildungen // Bot. Arch. Bd. 40. S. 258–288.

*Nowak J.S., Bolduc N., Dengler N.G., Posluszny U.* 2011. Compound leaf development in the palm *Chamaedorea elegans* is *KNOX*-independent // Amer. J. Bot. Vol. 98. № 10. P. 1575–1582.

*Potonié H.* 1912. Grundlinien der Pflanzenmorphologie im Lichte der Paläontologie. – Jena: Gustav Fischer. 259 S.

*Rutishauser R.* 1995. Developmental patterns of leaves in Podostemaceae as compared to more typical flowering plants: saltational evolution and fuzzy morphology // Can. J. Bot. Vol. 73. P. 1305–1317.

*Rutishauser R.* 1999. Polymerous leaf whorls in vascular plants: developmental morphology and fuzziness of organ identity // Int. J. Plant Science. Vol. 160. Suppl. P. S81–S103.

*Rutishauser R., Isler B.* 2001. Developmental genetics and morphological evolution of flowering plants, especially bladderworts (*Utricularia*): Fuzzy Arberian Morphology complements Classical Morphology // Ann. Bot. Vol. 88. P. 1173–1202.

*Rutishauser R., Sattler R.* 1985. Complementary and heuristic value of contrasting models in structural botany. I. General considerations // Bot. Jahrb. Syst. Bd. 107. S. 415–455.

*Sattler R.* 1996. Classical morphology and continuum morphology: opposition and continuum // Ann. Bot. Vol. 78. P. 577–581.

*Sattler R., Rutishauser R.* 1992. Partial homology of pinnate leaves and shoots. Orientation of leaflet inception // Bot. Jahrb. Syst. Bd. 114. S. 61–79.

*Scanlon M.J.* 2000. Developmental complexities of simple leaves // Current Opinion in Plant Biol. Vol. 3. P. 31–36.

*Schaeppi H.* 1937. Über einen bemerkenswerten Fall von abweichender Blattverzweigung (*Santolina chamaecyparissus* L.) // Mitt. Naturwiss. Ges. Winterthur. Bd. 21. S. 55–65.

*Troll W.* 1935. Vergleichende Morphologie der Fiederblätter // Nova Acta Leop. Bd. 2/4. S. 325–455.

*Troll W.* 1939. Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen. Bd. I. Teil 2. – Berlin: Gebrüder Borntraeger. V + 957–2005 S.

*Uchida N., Kimura S., Koenig D., Sinha N.* 2010. Coordination of leaf development via regulation of *KNOX1* genes // J. Plant Research. Vol. 123. P. 7–14.

*Valant-Vetschera K.M., Kästner* A. 2000. Character analysis in *Achillea* sect. *Santolinoidea* (Compositae – Anthemideae): Part I. Leaf and floral morphology // Edinburgh J. Bot. Vol. 57. P. 189–208.

# ТИПИЗАЦИЯ ЭНДОСПЕРМА И ОСОБЕННОСТИ ЕГО СТРОЕНИЯ И РАЗВИТИЯ В СЕМЕЙСТВАХ NYMPHAEACEAE И BARCLAYACEAE

***И.И. Шамров, А.Н. Винтер***

Shamrov I.I., Winter A.N. ENDOSPERM TYPIFICATION AND PECULIARITIES OF ITS STRUCTURE AND DEVELOPMENT IN THE NYMPHAEACEAE AND BARCLAYACEAE FAMILIES. The endosperm is of cellular type. The first division of central cell, which commences transversally, produces two unequal endosperm cells – a smaller micropylar cell and a larger and elongate chalazal one. Starting from the stage of two-celled endosperm, the chalazal cell functions as a tubular chalazal haustorium, which destroys the adjacent cells of nucellus and reaches the hypostase in early embryogenesis. The chalazal cell does not divide further. The micropylar cell establishes the proper endosperm. The species examined differ in the phragmoplast orientation at the second division. In *Nymphaea alba* and *Nuphar lutea*, the second division is also unequal. It is transversal (in *N. alba*) or oblique (in *N. lutea*). In *Hydrostemma longifolium*, the second division commences in longitudinal plane (at right angle to the first division) resulting into two equal cells. All derivates of the miclopylar cell ultimately form the endosperm body.

In the mature seed, the proper endosperm is presented by 2 to 3 layers of flattened thin-walled cells. The haustorium nucleus degenerates or becomes pycnotic. The seed is mostly composed by perisperm. The embryo is differentiated into organs though it is very small.

Endosperm typification and its evolution in flowering plants are discussed.

В большинстве существующих классификаций выделяют два типа развития эндосперма у цветковых растений: нуклеарный (отсутствие цитокинеза на первых стадиях) и целлюлярный (каждое деление ядра в эндосперме сопровождается цитокинезом) (Samuelsson, 1913; Schnarf, 1917, 1929; Di Fulvio, 1983, 1985; Di Fulvio, Cocucci, 1986). Гелобиальный вариант обычно рассматривают как эндосперм с признаками обоих вышеназванных типов – первое деление приводит к образованию двух клеток, в которых затем (обычно в микропилярной) происходят только свободноядерные деления (Худяк, 1963; Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978; Vijayaraghavan, Prabhakar, 1984). Ряд авторов увеличивают число типов до четырёх, выделяя промежуточный тип наряду с гелобиальным (Wunderlich, 1959) либо разделяя целлюлярный тип на собственно целлюлярный и тубифлоральный (Камелина, 1991, 1997) типы. Для многих растений описано своеобразное развитие эндосперма, которое характеризуется признаками разных типов (Dahlgren, 1934; Herr, 1961; Madhavan, Gupta, 1982; Коробова-Семенченко, 1977; Czapik, 1991).

При выделении иерархических категорий используют ряд критериев: 1 – наличие или отсутствие клеточной перегородки при делении первичной клетки эндосперма (целлюлярный и нуклеарный типы); 2 – положение первой и второй перегородок (модификации в целлюлярном типе, обозначаемые как «типы» – Mauritzon, 1935; Rosén, 1949; Wunderlich, 1967; Di Fulvio, 1983; «формы» – Schnarf, 1917, 1929; Glišić, 1936–1937; или «вариации» – Kapil, Vijayaraghavan, 1962, 1965; Шамров, Жинкина, 1994); 3 – число ядер в халазальной клетке («формы» в гелобиальном типе – Swamy, Parameswaran, 1963); 4 – положение ядер в первичной клетке эндосперма («типы» и «подтипы» в нуклеарном типе – Di Fulvio, 1983, 1985; Di Fulvio, Cocucci, 1986).

Некоторые авторы учитывали также степень участия первичных микропилярной и халазальной клеток в образовании целлюлярного эндосперма семени. Samuelsson (1913) выделил две серии: серия А – обе клетки участвуют в образовании эндосперма, серия В – только одна из клеток образует эндосперм, а другая функционирует как гаусторий. На основании этих положений была предложена новая общая классификация эндосперма цветковых растений (Di Fulvio, 1983; Di Fulvio, Cocucci, 1986). Целлюлярному типу развития эндосперма, так же как и нуклеарному, придан статус мегатипа, подтипам – статус типа, а вариациям – статус подтипов. Целлюлярный мегатип представлен 5 типами и 12 подтипами. Типы объединены в 2 группы, различающиеся положением перегородки во время первого деления в эндосперме. Первая группа характеризуется продольным заложением перегородки: изобилатеральный (обе клетки принимают участие в образовании эндосперма) и гетерополярный (участвует только одна из клеток, а другая формирует латеральный гаусторий) типы. Вторая группа включает типы, в которых первое деление поперечное: изополярный (обе клетки участвуют в построении эндосперма), гетерополярный микропилярный (микропилярная клетка принимает участие в формировании эндосперма семени, а халазальная – образует гаусторий), гетерополярный халазальный (халазальная клетка образует эндосперм, а микропилярная – гаусторий).

Предложенные критерии, на наш взгляд, не полностью отражают основные особенности развития эндосперма. В литературе почти не рассматривают роль гелобиального типа в эволюции эндосперма, хотя число таксонов, у которых он обнаружен, довольно значительно. Лишь в одной из работ (Herr, 1995) этот тип рассмотрен не как промежуточный этап эволюции от целлюлярного эндосперма к нуклеарному, а как параллельный путь эволюционного развития эндосперма. Ещё Maheshwari (1950) отмечал, что между типами существуют переходные формы. По мнению Э.С. Терёхина (1996), способ развития эндосперма тесно связан с адаптивным характером прорастания семян. Таким образом, понимание современного состояния проблемы невозможно без учёта особенностей эволюционного становления способов развития эндосперма.

Всё это заставило нас пересмотреть представления о принципах типизации эндосперма, обсудить имеющееся разнообразие его типов и вариаций с позиции эволюционных преобразований и предложить оригинальную классификацию.

## Развитие эндосперма в семействах Nymphaeaceae и Barclayaceae

Семейство Nymphaeaceae s. l. (включая Barclayaceae) располагается почти в основании большинства филогенетических систем и сочетает в своём строении признаки двудольных и однодольных. В нём обнаружено три типа развития эндосперма, при этом по наличию целлюлярного эндосперма (большинство видов – Батыгина, Шамров, 1985) оно тяготеет к двудольным, тогда как по склонности некоторых представителей к формированию гелобиального (*Nymphaea stellata* – Khanna, 1967) и нуклеарного (*Euryale ferox* – Khanna, 1964) эндосперма это семейство ближе к однодольным. Следует подчеркнуть, что гелобиальный тип развития эндосперма обнаружен и у представителей близкородственного семейства Cabombaceae (Батыгина, Шамров, 1985).

Эндоспермогенез изучен нами у следующих видов: *Nymphaea alba* L., *Nuphar lutea* (L.) Sibth. et Sm. (Nymphaeaceae) и *Hydrostemma longifolium* (Wall.) Mabb. (= *Barclaya longifolia* Wall.) (Barclayaceae).

Прежде всего отметим некоторые особенности развития семязачатка и зародышевого мешка, предшествующие образованию эндосперма. У изученных видов семязачаток является крассинуцеллятным, битегмальным, фуникулярным, мезохалазальным, анатропным у *Nymphaea alba*, *N. gigantea* Hook. и *Victoria amazonica* (Poëpp.) Somerby (рис. 1), гипертропным у *Nuphar lutea* и ортотропным у *Hydrostemma longifolium*. В нуцеллусе формируются постамент, подиум и нуцеллярный колпачок, преобразующийся после оплодотворения в эпистазу. Обнаружены различные модификации апикальной части эпидермы нуцеллуса: от многослойной с лигнифицированными оболочками (*Nuphar lutea*, *Hydrostemma longifolium*) (рис. 2, А) и неравномерно двухслойной (*Victoria amazonica*) (рис. 3, Д) до однослойной (*Nymphaea alba, N. gigantea*), но с характерными утолщениями оболочек полисахаридной природы (рис. 3, А–Г). В семязачатке развиваются гипостаза и обтураторы: фуникулярный у *Nymphaea alba* (рис. 1, А), *N. gigantea* (рис. 3, А), фуникулярный и интегументальный у *Victoria amazonica* (рис. 1, В).

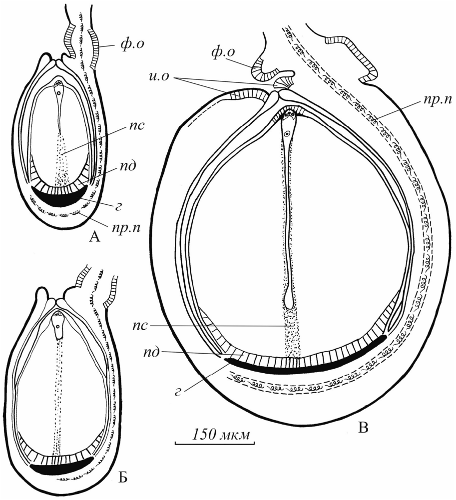



**Рис. 1.** Строение семязачатка *Nymphaea alba* (А), *N. gigantea* (Б) и *Victoria amazonica* (В)

*г* – гипостаза,
*и.о* – интегументальный обтуратор,
*пд* – подиум,
*пр.п* – проводящий пучок,
*пс* – постамент,
*ф.о* – фуникулярный обтуратор

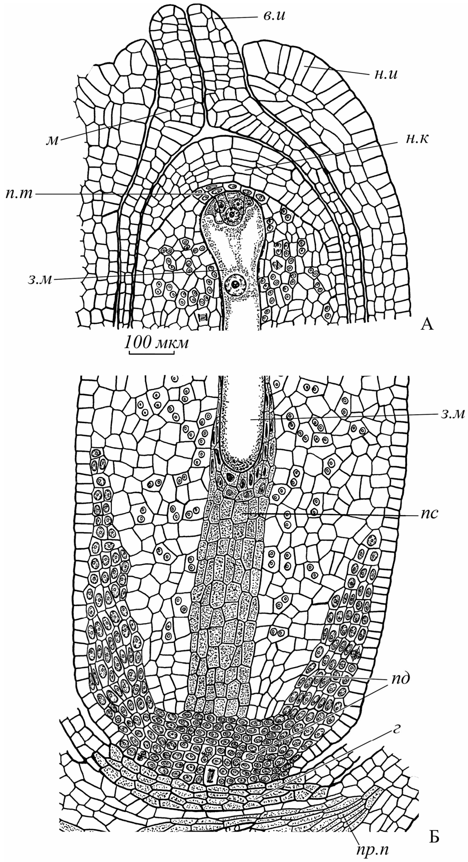



**Рис. 2**. Строение семязачатка у *Nuphar lutea*
А – микропилярная часть; Б – халазальная часть; *в.и* – внутренний интегумент, *з.м* – зародышевый мешок, *м* – микропиле, *н.и* – наружный интегумент, *н.к* – нуцеллярный колпачок, *п.т* – париетальная ткань. Остальные обозначения те же, что на рис. 1

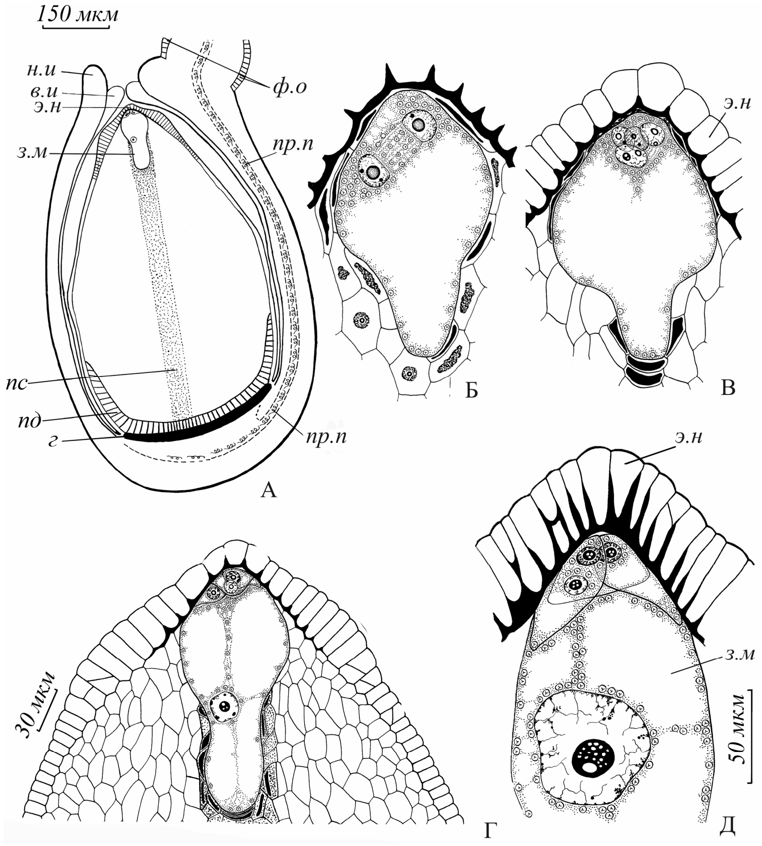



**Рис. 3**. Строение семязачатка и зародышевого мешка
у *Nymphaea gigantea* (А–Г) и *Victoria amazonica* (Д)
*э.н* – эпидерма нуцеллуса. Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 2

В типичных крассинуцеллятных семязачатках зародышевый мешок обеспечивается метаболитами через систему специализированных структур (проводящий пучок, гипостаза, подиум и постамент). В сформировавшемся семязачатке при наличии антипод обычно доминирует базальный тип транспорта. Лигнификация клеточных оболочек и отложение танинов в клетках гипостазы приводит к смене путей транспорта во время раннего эмбриогенеза, при этом клетки постамента и подиума полностью или частично дегенерируют. Развивающийся зародыш обеспечивается собственными запасами семени до тех пор, пока не сформируется эндосперм, после чего транспорт становится преимущественно апикального типа, и в нём начинают участвовать клетки париетальной ткани и подвеска зародыша (Шамров, 2008). Известно, что зародышевый мешок Oenothera-типа чаще всего возникает из микропилярной мегаспоры триады или тетрады мегаспор, при этом в массивной микропилярной зоне нуцеллуса, включая париетальную ткань, накапливаются запасные вещества (Chudzik, Śnieżko, 1999). Ранняя лигнификация клеток гипостазы и отложение в них танинов блокируют поступление метаболитов из проводящего пучка, что приводит к смене базального типа транспорта на апикальный через париеталь-

ную ткань. Тесная связь источника питания с типом развития зародышевого мешка (при Oenothera-типе вещества поступают с микропилярной стороны, тогда как при Polygonum-типе – со стороны халазы) очень обстоятельно обсуждена в работе Е.Н. Герасимовой-Навашиной (1954).

У большинства изученных представителей семейства Nymphaeaceae s. l. париетальная ткань дегенерирует во время развития зародышевого мешка (то есть транспорт апикального типа становится невозможным). Это коррелирует с формированием моноспорического униполярного зародышевого мешка Schizandra-типа, а не Oenothera-типа, поскольку функциональной в тетраде или триаде является не микропилярная, а халазальная мегаспора (Винтер, Шамров, 1991а, б; Шамров, Винтер, 1991; Винтер, 1993) (рис. 3, Б–Д; 4). Следует отметить, что у *Nuphar lutea* париетальная ткань разрушается до оплодотворения не полностью (рис. 2, А). На примере этого вида было показано, что уже после окончания мегаспорогенеза в функциональной халазальной мегаспоре ядро смещается к микропилярному полюсу, а на халазальном полюсе происходит аккумуляция цитоплазмы, в которой, возможно, накапливаются метаболиты. Происходит усиленный рост зародышевого мешка сначала в направлении микропиле, а затем – халазы, что сопровождается деструкцией клеток постамента, прилегающих к его халазальному концу (Шамров, 1998). Это позволяет рассматривать халазальный конец формирующегося зародышевого мешка как гаусторий. Дальнейшее разрушение клеток постамента усиливается после оплодотворения, когда обособляется эндоспермальный гаусторий.

Следует отметить, что у представителей семейства Hydatellaceae, которое на основании современных молекулярно-генетических данных включают вместе с семейством Nymphaeaceae в порядок Nymphaeales, также обнаружен моноспорический униполярный 4-клеточный зародышевый мешок (Rudall et al., 2008). Подобный тип развития зародышевого мешка преобладает и в порядке Austrobaileyales (Friedman et al., 2003; Tobe et al., 2007).

Именно особое развитие зародышевого мешка (перед оплодотворением он является униполярным, лишён антипод и состоит из 4 клеток: сидячей яйцеклетки, двух синергид с небольшими крючковидными выростами и центральной клетки с одним полярным ядром) и определило специфику оплодотворения и формирования первичной клетки эндосперма (тройное слияние ядер отсутствует, возникающие клетки являются не триплоидными, а диплоидными). Зародышевый мешок до и после оплодотворения вытянутой формы, особенно у *V. amazonica* (рис. 1, В) и *Nymphaea alba* (рис. 4, Н), в микропилярной части слегка расширен. У *N. gigantea* он не удлиняется, в результате чего микропилярная и халазальная части зародышевого мешка примерно одинаковы по протяжённости (рис. 3, А). Полярное ядро центральной клетки перед оплодотворением и образующееся ядро первичной клетки эндосперма располагаются на границе широкой и узкой частей, а у *N. lutea* – почти в середине зародышевого мешка (рис. 2, А). Эта особенность детерминирует место заложения перегородки в первичной клетке эндосперма, которая приступает к делению раньше зиготы. Следует отметить, что при формировании эндосперма гелобиального типа у двудольных ядро первичной клетки также часто занимает центральное положение (Khanna, 1967), тогда как у однодольных оно находится вблизи антипод (Шамров, 1997б).

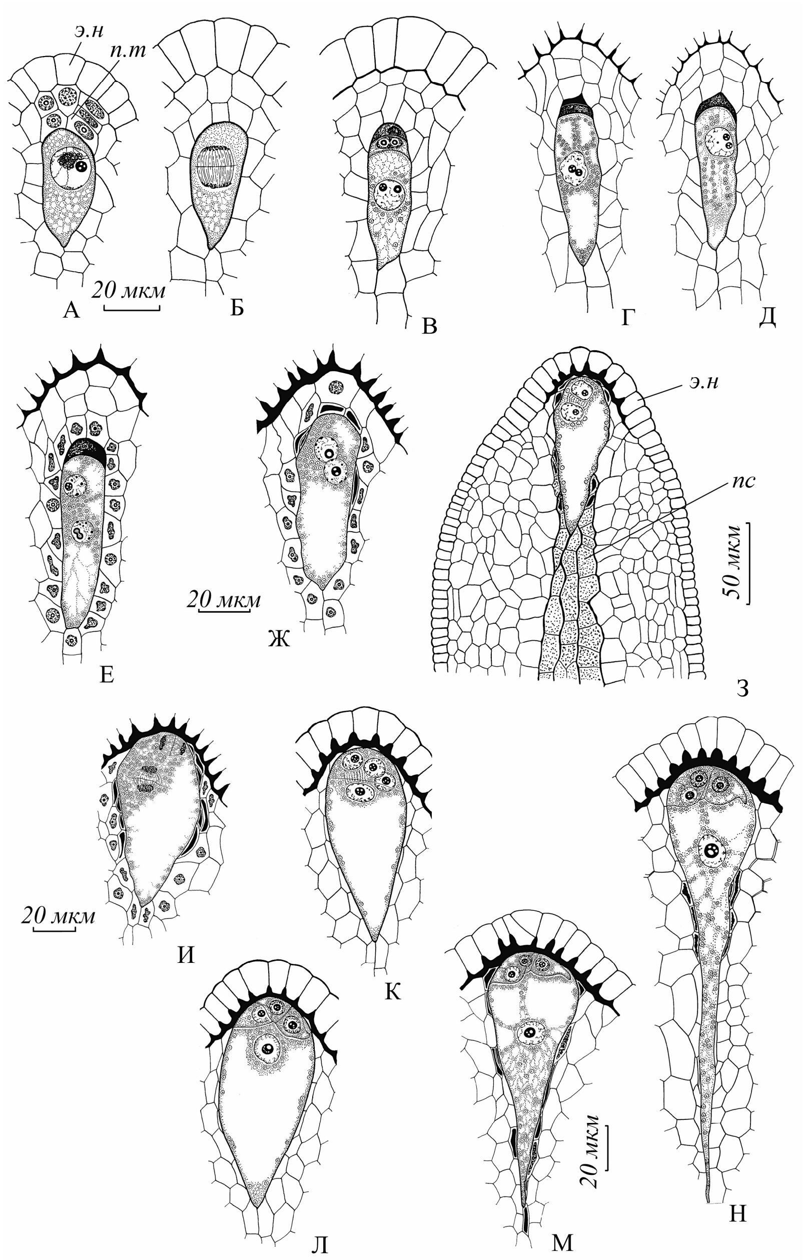



**Рис. 4.** Строение семязачатка и развитие зародышевого мешка у *Nymphaea alba*
Обозначения те же, что на рис. 1–3

При исследовании эндосперма основное внимание уделяли особенностям прохождения процессов карио- и цитокинеза, характеру заложения клеточных перегородок, его тканевой дифференциации и наличию в зрелом семени. Эндоспермогенез можно условно подразделить на 3 этапа. Первый этап – формирование эндосперма в период подготовки зиготы к делению. Второй этап начинается с деления зиготы и

заканчивается началом органогенеза в зародыше, когда в эндосперме прекращаются деления и начинается отложение запасных веществ в его клетках. Третий этап характеризуется началом лизиса и дегенерацией клеток эндосперма в процессе созревания семени.

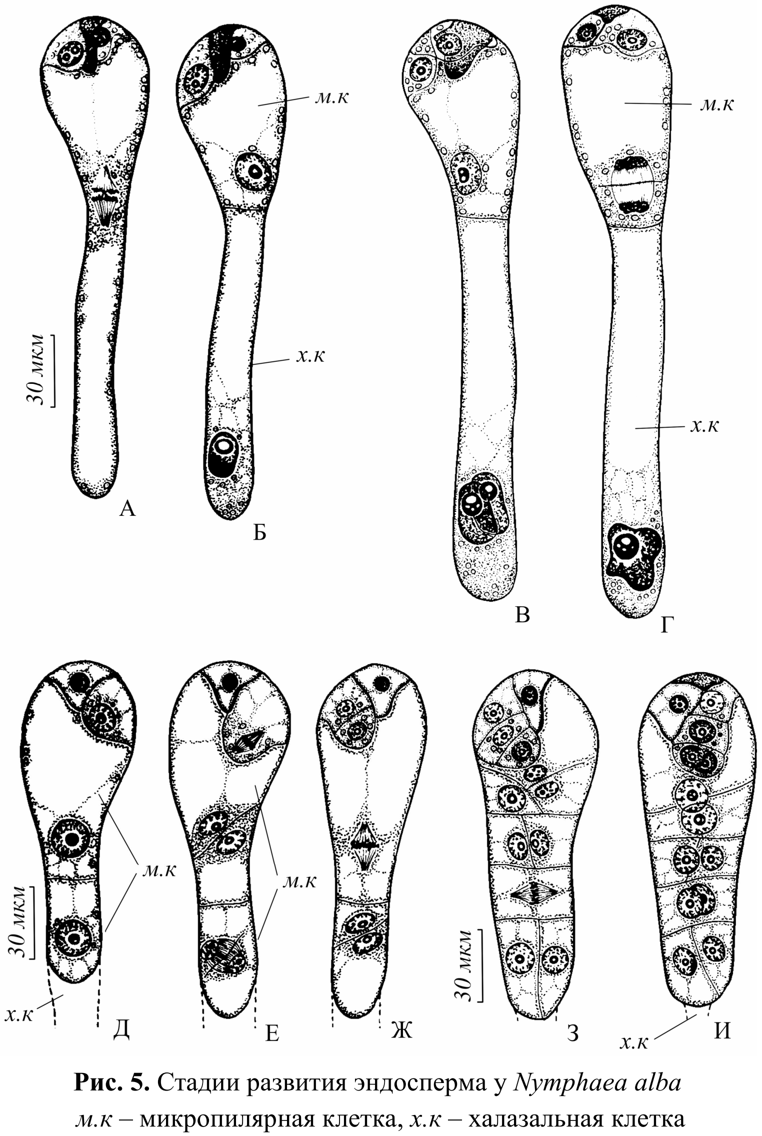



**Рис. 5.** Стадии развития эндосперма у *Nymphaea alba*
*м.к* – микропилярная клетка, *х.к* – халазальная клетка

В результате первого деления, которое происходит в поперечном направлении, образуются две клетки разной величины: небольшая микропилярная и крупная удлинённая халазальная клетки эндосперма (рис. 5, А, Б; 6, А; 7, А; 8, А). Затем в халазальной клетке происходит перемещение и постепенное опускание ядра (рис. 5, Б; 7, А, Б). Этот процесс сопровождается изменением формы ядра с округлой на лопастную, оно увеличивается в размерах, возможно в результате эндоредупликации (иногда у *N. alba* наблюдали образование двух халазальных ядер – рис. 5, В), и на-

чинает интенсивно окрашиваться ядерными красителями. Именно с этого времени нижняя клетка двухклеточного эндосперма начинает функционировать как халазальный трубкообразный гаусторий, который разрушает смежные клетки нуцеллуса, оказываясь во время раннего эмбриогенеза вблизи гипостазы (рис. 8).

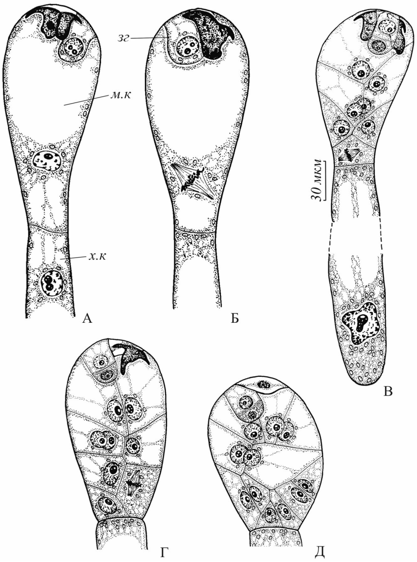



**Рис. 6.** Стадии развития эндосперма у *Nuphar lutea*
*зг* – зигота. Остальные обозначения те же, что на рис. 5

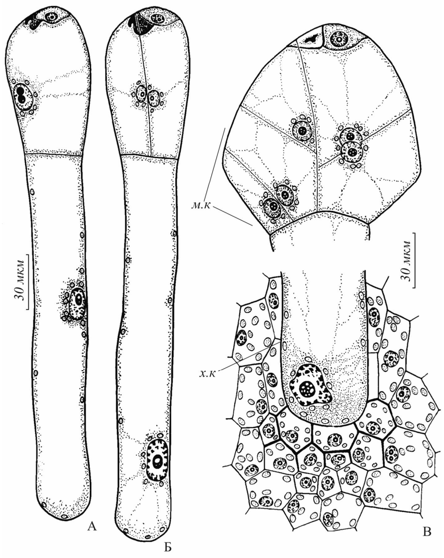



**Рис. 7.** Стадии развития эндосперма у *Hydrostemma longifolium*
Обозначения те же, что на рис. 5 и 6

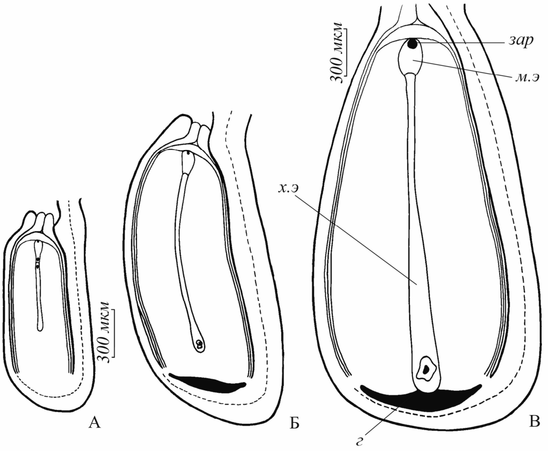



**Рис. 8.** Соотношение размеров семени и областей эндосперма на ранних этапах эндоспермогенеза у *Nuphar lutea*
А – стадия зиготы,
Б – стадия раннего глобулярного зародыша, В – стадия позднего глобулярного зародыша;
*г* – гиспостаза, *зар* – зародыш,
*м.э* – микропилярная область эндосперма, *х.э* – халазальная область эндосперма

Все последующие деления осуществляются только в микропилярной клетке, при этом процессы кариокинеза сопровождаются процессами цитокинеза. В результате этого формируется собственно эндосперм семени. Ориентация фрагмопласта при втором делении различается у изученных видов. У *N. alba* и *N. lutea* второе деление также неравное. Оно может быть поперечным (*N. alba*) (рис. 5, Г) или наклонным

(*N. lutea*) (рис. 6, Б). Нижняя производная микропилярной клетки делится только 1-2 раза наклонно или продольно (рис. 5, Е–И; 6, В–Д), тогда как собственно эндосперм формируется из дериватов верхней клетки, при этом деления в них не упорядочены: от наклонных до поперечных и продольных. У *H. longifolium* второе деление продольное, а образующиеся клетки оказываются одинаковыми (рис. 7, Б). В дальнейшем заложение перегородок происходит под разными углами к продольной, а в образовании собственно эндосперма участвуют все производные микропилярной клетки (рис. 7, В).

Со стадии 5–7 клеток эндосперма, когда зигота приступает к делению и формируется проэмбрио, начинается второй этап эндоспермогенеза (рис. 5, Д–И; 6, В–Д). В это время происходят интенсивные деления клеток, что приводит к увеличению объёма собственно эндосперма, отмечается активное состояние халазального гаустория, который по мере достижения гипостазы вызывает разрушение клеток постамента, нижней части подиума и окружающих клеток перисперма, заполненных крахмалом (рис. 8, Б, В). Вокруг эндосперма возникает «светлая» зона перисперма, клетки которого либо лишены крахмальных зёрен, либо их очень мало.

На третьем этапе происходит дегенерация клеток эндосперма. Первыми разрушаются клетки вокруг зародыша. В зрелом семени эндосперм представлен 2-3 слоями уплощённых тонкостенных клеток. Ядро гаустория разрушается или становится пикнотическим (*N. lutea*). Бóльшую часть семени занимает перисперм. Зародыш дифференцирован на органы, но имеет небольшие размеры (рис. 9). Исследование нуцеллуса в динамике показало, что у *N. lutea* не во всех сохраняющихся его клетках откладывается запасной крахмал, что предшествует образованию перисперма. В процессе развития семени постамент и клетки микропилярной зоны нуцеллуса вокруг развивающегося эндосперма разрушаются. Свободными от крахмала остаются подиум и идущие от него до зародыша 2-3 слоя узких субэпидермальных клеток (своеобразная «периферическая проводящая система») (Шамров, 1998).

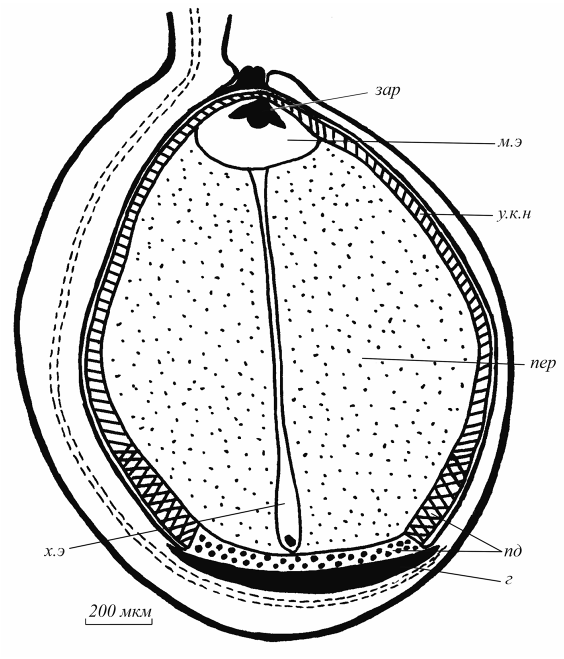



**Рис. 9.** Строение зрелого семени *Nuphar lutea*
*пер* – перисперм,
*у.к.н* – узкие клетки нуцеллуса.
Остальные обозначения те же, что на рис. 1 и 8

Таким образом, эндосперм у изученных видов семейства Nymphaeaceae s. l. развивается по целлюлярному типу. Особенностью его развития является заложение первой перегородки вблизи яйцевого аппарата или почти в центре (как у двудольных при образовании эндосперма гелобиального типа), формирование гаустория на базе халазальной клетки, при этом собственно эндосперм

возникает из верхних или всех производных микропилярной клетки. Семя содержит перисперм и относится к первой группе – перисперм составляет основную часть, эндосперма сравнительно мало, зародыш небольших размеров. Подобное строение семени характерно также для семейств Cabombaceae, Cannaceae, Costaceae, Marantaceae, Zingiberaceae и некоторых представителей Saururaceae, Piperaceae (Шамров, 1997). Формирование халазального эндоспермального гаустория и наличие перисперма в семени характерно и для семейства Hydatellaceae (Rudall et al., 2009).

### Типизация эндосперма цветковых растений

Для объяснения разнообразия типов и способов формирования эндосперма нами была предложена иерархическая классификация его. При её создании использован онто-филогенетический подход, позволяющий не только типизировать способы образования эндосперма, но и объяснить их возникновение у цветковых растений (Шамров, 1997в, 2006, 2008). Классификация включает три ступени иерархии: типы, подтипы, вариации. Принцип её построения в целом сходен с таковым при выделении типов и вариаций эмбриогенеза. В ней учтены следующие критерии: морфогенетические потенции первичных микропилярной и халазальной клеток, степень их участия в построении эндосперма семени, положение клеточных перегородок или число ядер после второго и последующего делений, дефинитивная структурная организация.

Предлагаем различать два основных типа развития эндосперма: целлюлярный (в период раннего эндоспермогенеза процессы кариокинеза в обеих клетках завершаются цитокинезом) и гелобиальный (в обеих клетках осуществляется только кариокинез). Типы подразделены на ряд подтипов по степени участия микропилярной и халазальной клеток в построении эндосперма. Нуклеарный тип, выделяемый в самостоятельный во многих системах, мы рассматриваем как подтип гелобиального типа.

Подтипы в целлюлярном типе: микропилярный с халазальным гаусторием – собственно эндосперм формируется за счёт микропилярной клетки, а халазальная клетка функционирует как гаусторий (некоторые Icacinaceae, Fouquieriaceae, Saururaceae, многие Nymphaeaceae); халазальный с микропилярным гаусторием – микропилярная клетка становится гаусторием, а халазальная образует эндосперм (Loasaceae, некоторые Campanulaceae, Lamiaceae, Scrophulariaeae); микропилярный с терминальными гаусториями – эндосперм формируется из нижних производных микропилярной клетки, а халазальная клетка и верхние производные микропилярной клетки образуют микропилярный и халазальный гаустории (Buddlejaceae, Crassulaceae, Gesneriaceae, Orobanchaceae, Pedaliaceae, Plantaginaceae, Scrophulariaceae, Verbenaceae); микропилярно-халазальный без гаусториев – обе клетки принимают почти равное участие в образовании эндосперма (Annonaceae, Aristolochiaceae, Ceratophyllaceae, Degeneriaceae, Monimiaceae, Nelumbonaceae, Sarraceniaceae, Winteraceae); микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями – обе клетки двухклеточного эндосперма формируют эндосперм, а также микропилярный и халазальный гаустории (Callitrichaceae, Campanulaceae, Ericaceae, Lentibulariaceae, Lobeliaceae, Stylidiaceae).

Подтипы в гелобиальном типе: микропилярный с халазальным гаусторием (собственно гелобиальный тип) – эндосперм формируется из микропилярной клетки, а халазальная трансформируется в гаусторий (преимущественно однодольные: Aponogetonaceae, Asphodelaceae, Costaceae, Hydrocharitaceae, Limnocharitaceae, Phor-

miaceae, Pontederiaceae, Potamogetonaceae, Ruppiaceae, Zannicheliaceae; некоторые двудольные: Cabombaceae, Nymphaeaceae), микропилярный без гаусториев (= нуклеарный тип) – во время раннего эндоспермогенеза в первичной клетке эндосперма проходят только процессы кариокинеза (Brassicaceae, Cactaceae, Cyperaceae, Eriocaulaceae, Fabaceae, Gentianaceae, Poaceae, Restionaceae, Rosaceae, Zosteraceae).

В подтипах целлюлярного и гелобиального типа можно выделить ряд вариаций (даны приоритетные названия – см. Шамров, 1997а, б, 2008). В целлюлярном типе вариации различаются положением перегородок во время второго деления в эндосперме.

Микропилярный с халазальным гаусторием подтип:

- Nymphaea-вариация – в микропилярной клетке происходят деления в различных направлениях, а халазальная клетка функционирует как гаусторий.

Халазальный с микропилярным гаусторием подтип:

- Pedicularis-вариация – делится поперечно только халазальная клетка, в результате чего образуется линейная триада клеток (включена Lavandula-вариация; здесь и далее вариации, взятые в скобки, возможно рассматривать как особые способы образования гаусториев в эндосперме – Glišić, 1936-1937; Di Fulvio, 1983);
- Pentaphragma-вариация – в отличие от предыдущей вариации деление в халазальной клетке продольное, а триада клеток является обратно Т-образной.

Микропилярный с терминальными гаусториями подтип:

- Prunella-вариация – второе продольное деление происходит только в микропилярной клетке, образуется Т-образная триада клеток (включены Alectrolophus-, Galeopsis-, Limosella-, Linaria- и Veronica-VI-вариации);
- Callitriche-вариация – второе поперечное деление происходит в микропилярной клетке, возникает линейная триада клеток (включены Incarvillea- и Stachys-варации).

Микропилярно-халазальный без гаусториев подтип:

- Annona-вариация – второе деление в обеих клетках поперечное, образуется линейная тетрада клеток (включена Ceratophyllum-вариация; как производные вариации сюда можно отнести Adoxa- и Lappula-вариации, характеризующиеся продольным или вариабельным заложением первой и ряда последующих перегородок на ранних стадиях эндоспермогенеза – Schnarf, 1929).

Микропилярно-халазальный с терминальными гаусториями подтип:

- Phyteuma-вариация – микропилярная клетка делится продольно, а халазальная – поперечно, что приводит к формированию Т-образной тетрады клеток (включена Isotoma-вариация);
- Scutellaria-вариация – второе деление в обеих клетках продольное с образованием изобилатеральной тетрады клеток (включены Catalpa-, Codonopsis-, Prolimosella-, Sphenoclea-, Verbascum- и Veronica-I–V-вариации);
- Ericaceae-вариация – второе деление в обеих клетках поперечное с образованием линейной тетрады клеток (включена Azorina-вариация – Шамров, Жинкина, 1994), исключена из состава Annona-вариации (Шамров, 2008), так как у растений с Ericaceae-вариацией формируются эндоспермальные терминальные гаустории, а у видов с Annona-вариацией они отсутствуют.

В микропилярном с халазальным гаусторием подтипе гелобиального типа выделены две вариации по числу ядер в халазальной клетке двуклеточного эндосперма:

- Limnocharis (А-форма – Swamy, Parameswaran, 1963, или унинуклеарная – Шамров, 1997в) – одно ядро в халазальной клетке;
- Dianella (В–Е-формы – Swamy, Parameswaran, 1963, или полинуклеарная – Шамров, 1997в) – много ядер в халазальной клетке.

В микропилярном без гаусториев подтипе выделение вариаций затруднено, так как нет чётких критериев для их разделения. Некоторые авторы (Rocén, 1927) в зависимости от способа перехода свободноядерной стадии развития в клеточную различают у центросеменных несколько типов (вариаций) клеткообразования.

## Основные направления эволюции эндосперма

Становление существующих типов развития эндосперма происходило сопряжённо с окружающими тканями семязачатка и семени. Наибольшее значение, вероятно, имели взаимосвязи эндосперма с зародышем, с одной стороны, и с антиподами, – с другой, обусловленные спецификой транспорта питательных веществ в семязачатке и семени через систему последовательно функционирующих специализированных гаусториальных структур.

Эволюция эндосперма двудольных и однодольных растений происходила, вероятно, параллельными путями. Об этом свидетельствует, прежде всего, распределение типов эндосперма. Для однодольных характерны гелобиальный (34 семейства) и нуклеарный (30 семейств), а для двудольных – нуклеарный (156 семейств) и целлюлярный (135 семейств) типы развития эндосперма (Камелина, 1991). При этом у примитивных однодольных эндосперм преимущественно гелобиальный, реже нуклеарный, а у продвинутых – только нуклеарный; у примитивных двудольных наряду с целлюлярным эндоспермом широко распространён нуклеарный эндосперм, тогда как у продвинутых таксонов – либо нуклеарный, либо целлюлярный с гаусториями.

Вопросы эволюционного становления типов развития эндосперма цветковых растений до сих пор остаются дискуссионными (Maheshwari, 1950; Терёхин, 1996; Жукова, 1997, и др.). В качестве исходного типа одни авторы (Schnarf, 1929; Sporne, 1954; Худяк, 1963; Поддубная-Арнольди, 1976; Battaglia, 1980; Камелина, 1991) рассматривают нуклеарный, а другие (Coulter, Chamberlain, 1903; Swamy, Ganapathy, 1957; Friedman, 1994, 1995) – целлюлярный. Существует точка зрения, что оба типа возникли одновременно (Palm, 1915; Кордюм, 1978).

По нашему мнению, эволюционно более молодым является эндосперм, развитие которого характеризуется признаками целлюлярного и гелобиального типов (несбалансированность карио- и цитокинеза в микропилярной клетке двуклеточного эндосперма) (рис. 10, А). Такое своеобразное развитие эндосперма отмечено у представителей ряда семейств. В сем. Aquifoliaceae (эндосперм целлюлярного типа) деления в первых двух клетках могут не сопровождаться цитокинезом (Herr, 1961), то есть развитие эндосперма начинается по гелобиальному типу. Для представителей сем. Saxifragaceae характерен эндосперм гелобиального типа, однако в некоторых случаях он может быть целлюлярным или нуклеарным (Коробова-Семенченко, 1977). У ряда видов семейств Balsaminaceae и Loganiaceae (эндосперм целлюлярного типа) в результате деления микропилярной клетки образуется ряд из трёх клеток, верхняя из которых преобразуется в микропилярный гаусторий, а в нижней и цен-

тральной клетках, дающих эндосперм, происходят свободноядерные деления (Dahlgren, 1934; Yamazaki, 1963). В сем. Acanthaceae эндосперм, образующийся на базе центральной клетки, может быть с самого начала либо клеточным, либо свободноядерным (Mohan Ram, 1962; Karlström 1974a, b; Madhavan, Gupta, 1982). В сем. Brassicaceae *(Arabidopsis thaliana)*, характеризующемся нуклеарным эндоспермом, на стадии двуядерного эндосперма одно ядро мигрирует в халазальный район; далее здесь образуются 2–8 ядер, которые отделяются плотной цитоплазмой от остальной части эндосперма, имитируя халазальную камеру гелобиального эндосперма (Herr, 1999). Ядра в халазальной области эндосперма у *A. thaliana* могут сливаться, в результате чего они становятся в 2-3 раза крупнее, чем ядра микропилярной области, при этом возрастает их плоидность (Baroux et al., 2004). Таким образом, в этом случае халазальная область нуклеарного эндосперма выполняет функцию халазального гаустория гелобиального типа. Сходное поведение нуклеарного эндосперма было описано ранее у *Hypericum acutum* (Clusiaceae), когда в период раннего эмбриогенеза группа ядер в халазальной части эндосперма образует подобие синцития (Stenar, 1938).

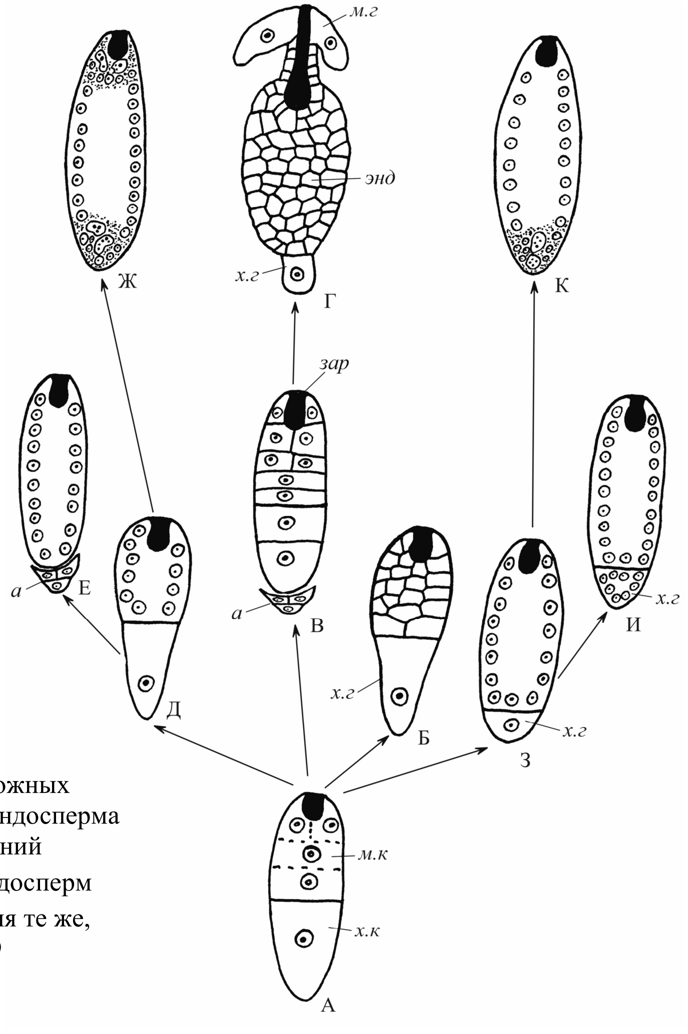



**Рис. 10.** Схема возможных направлений эволюции эндосперма у цветковых растений
*а* – антиподы, *энд* – эндосперм
Остальные обозначения те же, что на рис. 5–9

У двудольных наиболее близок к анцестральному целлюлярный эндосперм ряда таксонов (Fouquieriaceae, Saururaceae, изученные нами Nymphaeaceae s. l.), у которых эндосперм образуется посредством делений микропилярной клетки, а халазальная клетка трансформируется в гаусторий (микропилярный с халазальным гаусторием подтип) (рис. 10, Б). Такой способ формирования эндосперма, характеризующийся высокой степенью специализации халазальной клетки с первых стадий развития, вероятно, оказался тупиковой линией. Значительно большее значение в эволюции имел эндосперм, формирующийся благодаря делениям обеих клеток (первичных микропилярной и халазальной). Ему свойственна меньшая степень тканевой дифференциации, при этом отсутствуют такие специализированные структуры, как гаустории (микропилярно-халазальный без гаусториев подтип) (Ceratophyllaceae, Monimiaceae, Nelumbonaceae, Winteraceae). Отсутствие гаусториев в этом случае компенсируется формированием крупных, долго сохраняющихся антипод (иногда они увеличиваются в числе), которые участвуют в обеспечении питательными веществами растущего эндосперма на первых стадиях развития (рис. 10, В). На основе этого в дальнейшем мог сформироваться эндосперм с терминальными гаусториями. В гаустории трансформируются либо верхние производные обеих клеток (микропилярно-халазальный с микропилярным и халазальным гаусториями подтип – Campanulaceae, Lentibulariaceae, Lobeliaceae), либо один из них, халазальный гаусторий, является прямым продолжением одноимённой клетки (микропилярный с микропилярным и халазальным гаусториями подтип – Gesneriaceae, Orobanchaceae, Plantaginaceae, Scrophulariaceae) (рис. 10, Г). На базе эндосперма, относящегося к микропилярно-халазальному без гаусториев подтипу мог возникнуть также эндосперм ряда продвинутых таксонов, характеризующийся продольным или вариабельным заложением первой, а иногда и ряда последующих перегородок – от поперечного через наклонное до продольного – некоторые Adoxaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Chloranthaceae, Circaeasteraceae, Diapensiaceae, Dipsacaceae, Piperaceae, Valerianaceae.

Нуклеарный эндосперм у двудольных, предположительно, возник в результате постепенной редукции в гелобиальном эндосперме халазальной клетки (некоторые представители семейства Nymphaeaceae, например *Nymphaea stellata* – Khanna, 1967), функцию которой стали выполнять другие структуры (рис. 10, Д, Е). Сначала происходило формирование эндосперма без оформления специфических гаусториальных структур, что присуще, например, ряду таксонов в основании системы цветковых растений (Casuarinaceae, Myricaceae, Myristicaceae, Ranunculaceae, некоторые Hamamelidaceae, Papaveraceae и др.). Дальнейшая эволюция была связана с гетероморфностью и гетерополярностью эндосперма и функционированием его микропилярного и халазального районов как гаусториев (рис. 10, Ж). Более плотная цитоплазма и скопления ядер, часто гипертрофированных и полиплоидных, обнаруживаются либо только на халазальном (Aizoaceae, Gentianaceae, Polygonaceae, Rosaceae, Sapindaceae и др.), либо на обоих полюсах (Brassicaceae, Caricaceae, Sterculiaceae и др.), при этом на халазальном полюсе клеткообразование может не происходить, что приводит затем к формированию многоядерного халазального гаустория (Amaranthaceae, Elaeagnaceae, Fabaceae, Nyctaginaceae, Rhamnaceae). Прослеживается корреляция между наличием гаусториев в нуклеарном эндосперме и временем существования антипод. У растений с долго сохраняющимися антиподами эндо-

сперм не образует гаусториев, тогда как в случае эфемерных антипод гаустории, и прежде всего халазальный, формируются.

У однодольных на базе исходного типа эндосперма в микропилярной, а иногда и халазальной, клетке стали происходить преимущественно процессы кариокинеза. Таким образом, первоначально преимущественное развитие получил гелобиальный тип эндосперма (рис. 10, З, И). Дальнейшая эволюция происходила, вероятно, в направлении постепенной редукции его халазальной клетки и становления нуклеарного эндосперма (рис. 10, К). Об этом свидетельствует, например, наличие обоих типов развития эндосперма в ряде семейств (Alismataceae, Amaryllidaceae, Asparagaceae, Liliaceae, Melanthiaceae и др.). Функцию халазальной клетки, выполняющей роль гаустория, стал осуществлять весь халазальный полюс нуклеарного эндосперма. В халазальной части эндосперма ряда таксонов (Iridaceae, Juncaginaceae, Najadaceae, Zosteraceae и др.) отмечены более плотная цитоплазма и скопления ядер, часто неправильной формы, иногда формируется гаусторий (Arecaceae, Commelinaceae и др.). Возникновение нуклеарного эндосперма у однодольных коррелирует с общей редукцией семязачатка, становлением тенуинуцеллятности и формированием двухслойных интегументов (Shamrov, 1998, 2000; Шамров, 1999, 2002, 2003, 2006, 2008).

**Благодарности**

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 10-04-00277).

**Список литературы**

*Батыгина Т.Б., Шамров И.И.* 1985. Сравнительная эмбриология порядков Nymphaeales и Nelumbonales и вопросы их систематики и филогении // Бот. журн. Т. 70. № 3. С. 368–373.

*Винтер А.Н.* 1993. Некоторые аспекты репродуктивной биологии *Hydrostemma longifolium* (*Barclaya longifolia*) (Barclayaceae) // Бот. журн. Т. 78. № 1. С. 69–83.

*Винтер А.Н., Шамров И.И.* 1991а. Развитие семяпочки и зародышевого мешка у *Nuphar lutea* (Nymphaeaceae) // Бот. журн. Т. 76. № 3. С. 378–390.

*Винтер А.Н., Шамров И.И.* 1991б. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (Nymphaeaceae) // Бот. журн. Т. 76. № 12. С. 75–87.

*Герасимова-Навашина Е.Н.* 1954. Развитие зародышевого мешка, двойное оплодотворение и вопрос о происхождении покрытосеменных // Бот. журн. Т. 39. № 5. С. 655–681.

*Жукова Г.Я.* 1997. Эндосперм // Ред. Батыгина Т.Б. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. – СПб: Мир и семья. С. 212–218.

*Камелина О.П.* 1991. Сравнительно-эмбриологический анализ как метод филогенетической систематики цветковых растений. – Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. – Ташкент. 80 с.

*Камелина О.П.* 1997. О возможности выделения тубифлорального типа развития эндосперма // Ред. Батыгина Т.Б. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. – СПб: Мир и семья. С. 281–284.

*Кордюм Е.Л.* 1978. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. – Киев: Наук. думка. 219 с.

*Коробова-Семенченко Л.В.* 1977. К эмбриологии семейства Saxifragaceae. VII. Отклонение при развитии эндосперма у *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch // Вестн. Московск. ун-та. Сер. биол. № 2. С. 81–84.

*Поддубная-Арнольди В.А.* 1976. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. – М.: Наука. 507 с.

*Терёхин Э.С.* 1996. Семя и семенное размножение. – СПб: Мир и семья. 376 с.

*Худяк М.И.* 1963. Эндосперм покрытосеменных растений (особенности развития и роль в плодообразовании). – Киев: Наук. думка. 184 с.

*Шамров И.И.* 1997а. Целлюлярный тип развития эндосперма // Ред. Батыгина Т.Б. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. – СПб: Мир и семья. С. 220–228.

*Шамров И.И.* 1997б. Гелобиальный тип развития эндосперма // Ред. Батыгина Т.Б. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 2. – СПб: Мир и семья. С. 228–232.

*Шамров И.И.* 1997в. Новый подход к типизации эндосперма в связи с проблемой его эволюции // Ред. Батыгина Т.Б. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. – СПб: Мир и семья. Т. 2. С. 284–290.

*Шамров И.И.* 1997г. Перисперм // Ред. Батыгина Т.Б. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. – СПб: Мир и семья. Т. 2. С. 279–281.

*Шамров И.И.* 1998. Формирование гипостазы, подиума и постамента в семязачатке *Nuphar lutea* (Nymphaeaceae) и *Ribes aureum* (Grossulariaceae) // Бот. журн. Т. 83. № 1. С. 3–14.

*Шамров И.И.* 1999. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. Т. 84. № 10. С. 3–35.

*Шамров И.И.* 2002. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. Т. 87. № 10. С. 1–30.

*Шамров И.И.* 2003. Интегумент цветковых растений: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. Т. 88. № 6. С. 1–30.

*Шамров И.И.* 2006. Классификация и эволюция эндосперма // Мат. межд. научн. конф., посвящённой 200-летию Казанской ботанической школы (23–27 января 2006 г.). – Казань: Казанский государственный университет. С. 136–138.

*Шамров И.И.* 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. – М.: Т-во научных изданий КМК. 356 с.

*Шамров И.И., Винтер А.Н.* 1991. Развитие семяпочки у представителей родов *Nymphaea* и *Victoria* (Nymphaeaceae) // Бот. журн. Т. 76. № 8.С. 1073–1083.

*Шамров И.И., Жинкина Н.А.* 1994. Развитие семязачатка у *Azorina vidalii* (Campanulaceae) // Бот. журн. Т. 79. № 6. С. 19–34.

*Baroux C., Fransz P., Grossniklaus U.* 2004. Nuclear fusions contribute to polyploidization of the gigantic nuclei in the chalazal endosperm of *Arabidopsis* // Planta. Vol. 220. P. 38–46.

*Battaglia E.* 1980. Embryological questions: 2. Is the endosperm of angiosperms sporophytic or gametophytic? // Ann. Bot. Vol. 39. № 1. P. 9–30.

*Chudzik B., Śnieżko R.* 1999. Histochemical features signaling receptivity of ovules of *Oenothera hookeri* de Vries and *Oe.* mut. *brevistylis* // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. Vol. 41. P. 119–129.

*Coulter J.M., Chamberlain C.J.* 1903. Morphology of angiosperms. – New York: Appleton & Co. 471 p.

*Czapik R.* 1991. Some research problems of the endosperm in Angiospermae // Polish Bot. Stud. Vol. 2. P. 109–120.

*Dahlgren K.V.O.* 1934. Die Embryologie von *Impatiens roylei* // Svensk. Bot. Tidskr. Bd. 28. № 1. S. 103–125.

*Di Fulvio T.E.* 1983. Los «tipos» de endosperma y de haustorios endospérmicos. Su clasificación // Kurtziana. T. 16. № 1–4. P. 7–31.

*Di Fulvio T.E.* 1985. El sistema EODP en el ordenamiento de Tubiflorae y en la endospermogenesis nuclear // Anal. Acad. Nac. Cj. Exact., Buenos Aires. T. 37. № 1–4. P. 111–119.

*Di Fulvio T.E.*, *Cocucci A.E.* 1986. La endospermogenesis nuclear y el sistema EODP // Kurtziana. T. 18. № 1. P. 13–21.

*Friedman W.E.* 1994. The evolution of embryogeny in seed plants and the developmental origin and early history of endosperm // Amer. J. Bot. Vol. 81. № 11. P. 1468–1486.

*Friedman W.E.* 1995. Organismal duplication, inclusive fitness theory, and altruism: understanding the evolution of endosperm and the angiosperm reproductive syndrome // Proc. Natl. Acad. Sci. (USA). Vol. 92. P. 3913–3917.

*Friedman W.E., Gallup W.N., Williams J.H.* 2003. Female gametophyte development in *Kadsura*: implications for Schizandraceae, Austrobaileyales, and the early evolution of flowering plants // Intern. J. Pl. Sci. Vol. 164 (Suppl.) P. S293–S305.

*Glišić L.M.* 1936-1937. Ein Versuch der Verwertung der Endospermmerkmale für typologische und phylogenetische Zwecke innerhalb der Scrophulariaceen // Bull. Inst. Jard. Bot. Univ. Belgrade. Vol. 4. P. 42–73.

*Herr J.M.* 1961. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. Vol. 58. P. 785–790.

*Herr J.M.* 1995. The origin of the ovule // Amer. J. Bot. Vol. 82. № 4. P. 547–564.

*Herr J.M.* 1999. Endosperm development in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. // Acta Biol. Crac. Ser. Bot. Vol. 41. № 1. P. 103–109.

*Kapil R.N., Vijayaraghavan M.R.* 1962. Embryology and systematic position of *Pentaphragma horsfieldii* (Mig.) Airy // Curr. Sci. Vol. 31. № 7. P. 270–272.

*Kapil R.N., Vijayaraghavan M.R.* 1965. Embryology of *Pentaphragma horsfieldii* (Mig.) Airy Shaw with a discussion on the systematic position of the genus // Phytomorphology. Vol. 15. № 1. P. 93–102.

*Karlström P.O.* 1974a. Embryological studies in Acanthaceae. III. The genera *Barleria* L. and *Grobbea* Harv. // Svensk. Bot. Tidskrift. Bd. 68. Hf. 2. S. 121–135.

*Karlström P.O.* 1974b. Embryological studies in Acanthaceae. IV. The genera *Asystasia* Bl. and *Chamaeranthemum* Nees. // Svensk. Bot. Tidskrift. Bd. 68. Hf. 3. S. 325–328.

*Khanna P.* 1964. Morphological and embryological studies in Nymphaeaceae. I. *Euryale ferox* Salisb. // Proc. Indian Acad. Sci. Vol. 59. № 4. P. 237–247.

*Khanna P.* 1967. Morphological and embryological studies in Nymphaeaceae. III. *Victoria cruziana* D'Orb. and *Nymphaea stellata* Willg. // Bot. Mag. (Tokyo). Vol. 80. № 950. P. 309–312.

*Madhavan R., Gupta S.C.* 1982. Histochemical studies on postfertilized ovules of *Peristrophe bicalyculata*. 1. Total carbohydrates of insoluble polysaccharides // Beitr. Biol. Pflanz. Bd. 57. Hf. 2. S. 309–321.

*Maheshwari P.* 1950. An introduction to the embryology of angiosperms. – New York: McGraw-Hill. 453 p.

*Mauritzon J.* 1935. Etwas über Embryologie der Bignoniaceen // Bot. Notis. S. 60–77.

*Mohan Ram H.Y.* 1962. Post-fertilization development of the ovule in *Barleria cristata* // J. Indian Bot. Soc. Vol. 41. № 2. P. 288–296.

*Palm B.* 1915. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. – Diss. Stockholm.

*Rocén Th.* 1927. Zur Embryologie der Centrospermen. – Diss. Uppsala. 184 S.

*Rosén W.* 1949. Endosperm development in Campanulaceae and closely related families // Bot. Notis. Hf. 2. S. 137–147.

*Rudall P.J., Remizowa M.V., Beer A.S., Bradshaw E., Stevenson D.W., MacFarlane T.D., Tuckett R.E., Yadav S.R., Sokoloff D.D.* 2008. Comparative ovule and megagametophyte development in Hydatellaceae and water lilies reveal a mosaic of features among the earliest angiosperms // Ann. Bot. Vol. 101. P. 941–956.

*Rudall P.J., Eldridge T., Tratt J., Ramsay M.M., Tuckett R.E., Smith S.Y., Collinson M.E., Remizowa M.V., Sokoloff D.D.* 2009. Seed fertilization, development and germination in Hydatellaceae (Nymphaeales): implications for endosperm evolution in early angiosperms // J. Bot. Vol. 96. № 9. P. 1581–1593.

*Samuelsson G.* 1913. Studien über die Entwicklungsgeschichte einiger Bicornes Typen // Svensk. Bot. Tidskr. Bd. 7. Hf. 2. S. 97–188.

*Schnarf K.* 1917. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten // Denkschr. Kaiser. Akad. Wissensch. Wien. Bd. 94. S. 211–275.

*Schnarf K.* 1929. Embryologie der Angiospermen. – Berlin: Gebrüder Borntraeger. 689 S.

*Shamrov I.I.* 1998. Ovule classification in flowering plants – new approaches and concepts // Bot. Jahrb. Syst. Vol. 120. № 3. P. 377–407.

*Shamrov I.I.* 2000. The integument of flowering plants: developmental patterns and evolutionary trends // Acta Biol. Crac. Ser. Bot. Vol. 42. № 2. P. 9–20.

*Sporne K.R.* 1954. A note on nuclear endosperm as a primitive character among dicotyledons // Phytomorphology. Vol. 4. № 3–4. P. 275–278.

*Stenar H.* 1938. Das Endosperm bei *Hypericum acutum* Moench // Bot. Notiser. S. 515–527.

*Swamy B.G.L., Ganapathy P.M.* 1957. On endosperm in dicotyledons // Bot. Gaz. Vol. 119. № 1. P. 47–50.

*Swamy B.G.L., Parameswaran N.* 1963. The helobial endosperm // Biol. Rev. Vol. 38. № 1. P. 1–50.

*Tobe H., Kimoto Y., Prakash N.* 2007. Development and structure of the female gametophyte in *Austrobaileya scandens* (Austrobaileyaceae) // J. Pl. Res. Vol. 120. P. 431–436.

*Vijayaraghavan M.R., Prabhakar K.* 1984. The endosperm // Ed. Johri B.M. Embryology of angiosperms. – Berlin etc.: Springer Verlag. P. 319–376.

*Wunderlich R.* 1959. Zur Frage der Phylogenie der Endospermtypen bei den Angiospermen // Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 106. № 3–4. S. 203–293.

*Wunderlich R.* 1967. Ein Vorschlag zu einer natürlichen Gliederung der Labiaten auf Grund der Pollenkörner, der Samenentwicklung und des reifen Samens // Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 114. № 4–5. S. 383–483.

*Yamazaki T.* 1963. Embryology of *Mitrosacme alsinoides* var. *indica* // Sci. Reports Tôhoku Imper. Univ. Ser. 4 (Biology). Vol. 29. P. 201–205.

# СТРОЕНИЕ ФУНИКУЛУСА И СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У *TALINUM PANICULATUM* (JACQ.) GAERTH. И *TALINUM TRIANGULARE* (JACQ.) WILLD. (PORTULACACEAE S. AMPL.)

***Т.Д. Веселова, Х.Х. Джалилова, А.К. Тимонин***

Veselova T.D., Dzhalilova Kh.Kh., Timonin A.C. STRUCTURE OF FUNICLE AND SEED COAT IN *TALINUM PANICULATUM* (JACQ.) GAERTH. AND *TALINUM TRIANGULARE* (JACQ.) WILLD. (PORTULACACEAE S. AMPL.). Both species are similar in that the very distal part of the funicle develops into small aril. The arils are different in two species, however. The aril of *T. triangulare* contains proteins and lipids. It could enhance ballistic seed dispersal via entomochory (perhaps, mirmecochory) after the seed has been thrown out of the exploded capsule. The aril of *T. paniculatum* has no stored carbohydrates, proteins and lipids. Therefore, it is unable to promote dispersal of the released seed. The funicle of this species uniquely has separating epidermis of swollen thin-walled cells containing elaiosomes. Seeds of *T. paniculatum* passively fall down out of the dehisced capsule for rather long period of time. Very specific funicle epidermis might attract small insects to enter the dehisced capsule, where they move and thus facilitate releasing of the seeds. The seed coat is exotestal endotegminal in both species. In *T. triangulare*, there is an omphalodium in the seed coat in the hylar recess of the seed which is likely to serve for rapid absorbing water by the released seed and thus for rapid germinating. If so, the omphalodium could be an important adaptation of *T. triangulare* to semi-arid habitats. There is no omphalodium in the seed coat of *T. paniculatum*. Instead, its seed coat has numerous tiny hollows throughout. Then, the seed coat of *T. paniculatum* seems to be more water-proof than its counterpart in *T. triangulare*. We believe that higher water resistance of the seed coat in *T. paniculatum* prevents the seed from precocious germinating in the capsule after it has been wetted by accidental rainfall. The water-proof seed coat of *T. paniculatum* could thus be an adaptation to prolonged seed releasing.

*Talinum* Adans. – род, включающий около 50 видов голых суккулентных трав или полукустарников, обитающих в тропиках или субтропиках Америки, Африки и Азии (Гусев, 1980). Его представители различаются типом соцветий (Timonin, 2005), уровнем плоидности (Steiner,1944), микроскульптурой семенной кожуры (Nyananyo, Olowokudejo, 1986), типами пыльцевых зёрен (Nyananyo,1993), разными способами вскрывания плода (Galati, 1986; Carolin, 1987; Ferguson, 2001; Veselova et al., 2011).

Традиционно этот род включали в семейство Portulacaceae (Pax, 1889; Тахтаджян, 1987). Однако в последнее время на основании главным образом молекулярно-генетических данных его стали выделять в самостоятельное семейство Talinaceae (вместе с родами *Amphipetalum* и *Talinella*), оставив в составе семейства Portulacaceae лишь род *Portulaca* (Nyffeler, Eggli, 2010).

Всестороннее изучение морфологии представителей рода *Talinum*, очевидно, представляет интерес в связи с систематикой сем. Portulacaceae в целом и рода *Talinum* в частности. Наименее изученной остаётся эмбриология этого рода. Наше исследование *T. paniculatum* и. *T triangulare*, полные результаты которого мы здесь не приводим, выявило почти полную идентичность эмбриологических характеристик этих видов. Однако такие структуры как фуникулус, ариллус, спермодерма были видоспецифичны. На анатомических особенностях этих структур мы и остановимся в настоящем сообщении.

## Материал и методика

Растения *T. paniculatum* и *T. triangulare* были получены из Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (С.-Петербург) и Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (Москва). Полученные растения выращивали в комнатных условиях, где они обильно цвели и формировали коробочки с полноценными семенами. У *T. panuculatum* цветки довольно мелкие (диаметр около 0,3 см), розовые, у *T. triangulare* цветки покрупнее (до 0,6 см), белые. У растений обоих видов цветки раскрываются в середине дня на 2–4 часа, после чего листочки околоцветника плотно примыкают к завязи, так что пыльники соприкасаются с рыльцем, обеспечивая самоопыление (Veselova et al., 2011).

Бутоны, цветки и плоды разного возраста были зафиксированы в фиксаторе FAA и обычным способом доведены до парафина (Прозина, 1960). Микротомные срезы толщиной 8–12 микрометров были депарафинированы и окрашены гематоксилином по Rawitz или сафранином с подкраской светлым зелёным или алциановым синим. Были проведены также гистохимические реакции на белок с проционовым синим и реакция ШИК на полисахариды (Барыкина и др., 2004). Для выявления жиров на нефиксированном материале использовали Судан-IV (Барыкина и др., 2004). Микрофотографии получены с помощью светового микроскопа «Axioplan 2 imaging», снабжённого цифровой камерой «AxioCam MR», и сканирующего электронного микроскопа CAMSCAN S-2.

## Результаты

**Гинецей**

у *T. paniculatum* 3-мерный (изредка 2–4-мерный), у *T. triangulare* – всегда 3-мерный, синкарпный с центрально-угловой плацентацией на ранних стадиях и свободной колончатой после разрушения перегородок между гнёздами на стадии мегаспороцитов.

В асцидиатной зоне у *T. paniculatum* закладывается до 15–20 семязачатков, у *T. triangulare* – 25–65 (иногда до 90). Симпликатная зона остаётся стерильной, но в ней располагаются приподнятые на длинных фуникулусах семязачатки. Для обоих видов характерен анакампилотропный, крассинуцеллятный семязачаток с двумя двухслойными интегументами (в области микропиле число слоёв несколько увеличивается). Микропиле образовано более длинным внутренним интегументом (эндостом) (рис. 1, А).

**Фуникулусы** у исследованных видов различаются строением. У *T. triangulare* фуникулус более длинный, чем у *T. paniculatum*, его длина зависит от положения семязачатка в завязи (многочисленные семязачатки располагаются на разных уровнях). У обоих видов к моменту цветения верхняя часть фуникулуса, примыкающая к семязачатку, образует вырост паренхимной ткани, разрастающийся вокруг проводящего пучка фуникулуса в сторону, противоположную от микропиле (рис. 1, В). Этот вырост по мере развития семени дифференцируется в ариллус. У *T. triangulare* паренхимные клетки выпуклой части ариллуса крупнее остальных клеток фуникулуса (рис. 6, А, Б). У *T. paniculatum* (рис. 2, А, Б) все клетки ариллуса представлены однородной и более мелкоклеточной паренхимой, чем у *T. triangulare*. У обоих видов под ариллусом образуется мелкоклеточный слой, отделяющий зрелое семя от фуникулуса (рис. 2, А; 6, А). После опадения семян фуникулусы остаются на плаценте (рис. 2, В, Г, Д; 6, Г).

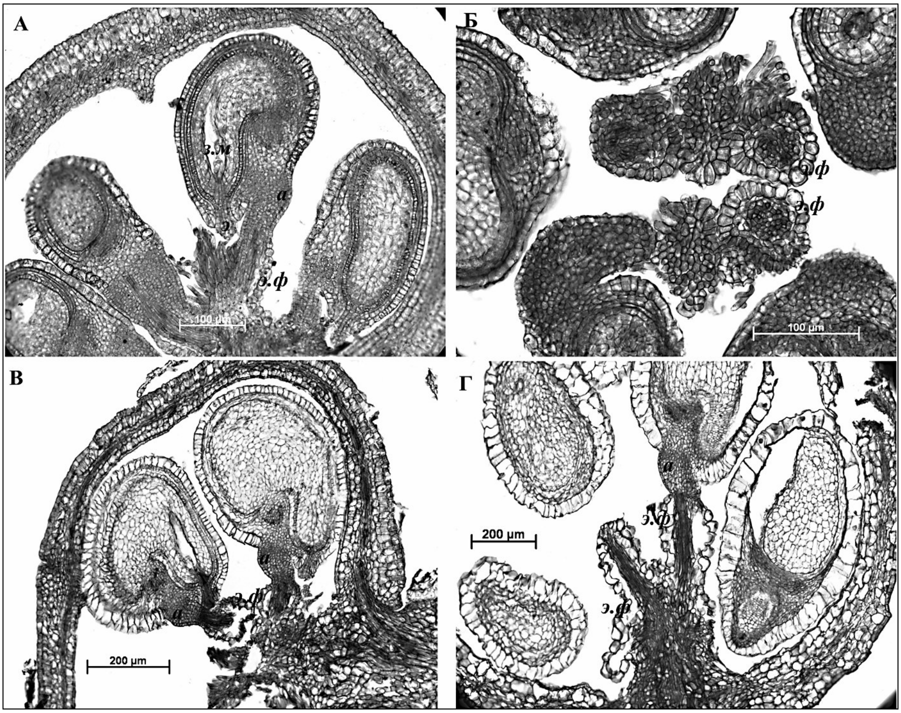



**Рис. 1.** Строение семязачатка *Talinum paniculatum* на стадии зрелого зародышевого мешка (А, Б) и развития проэмбрио (В, Г):
*а* – ариллус на стадии заложения; *з.м* – зародышевый мешок; *э* – эндостом; *э.ф* – эпидермис фуникулуса

Особый интерес представляют преобразования фуникулуса у *T. paniculatum*. Ещё до оплодотворения эпидермальные клетки фуникулуса, расположенные ниже зачаточного ариллуса, разрастаются (рис. 1, Б) и отслаиваются от внутренней части фуникулуса, покрывая в виде «юбочки» проводящий пучок и оставшуюся паренхимную ткань (на срезах отставший эпидермис напоминает бусы из шариков) (рис. 1, В, Г). Слагающие эту «юбочку» клетки крупные, шаровидные, с тонкими стенками, местами с фиброзными утолщениями, напоминающими эндотеций пыльников, и с живым содержимым, в котором обнаруживаются элайопласты (реакция с Суданом-IV) (рис. 2, Е, Ж). Стенки этих клеток не одревесневают. Отслоившаяся эпидерма фуникулуса вместе с его проводящим пучком и примыкающей к нему подсохшей паренхимой остаётся на колонке после опадения семян (рис 2, Г, Д).

**Ариллус**

взрослого семени *T. paniculatum* (рис. 5) представляет собой маленькое белое складчатое тельце, в клетках которого жиры, белки или крахмал не были обнаружены. У *T. triangulare* ариллус – более крупное гладкое тельце (рис. 6, В, Д), состоящее из крупных тонкостенных клеток, содержащих ядра, густую цитоплазму, дающую интенсивную реакцию на белки и жиры. При высыхании различие во внешнем виде ариллуса у этих видов сглаживается, что особенно заметно под сканирующим микроскопом (рис. 5, 8, Б, В).

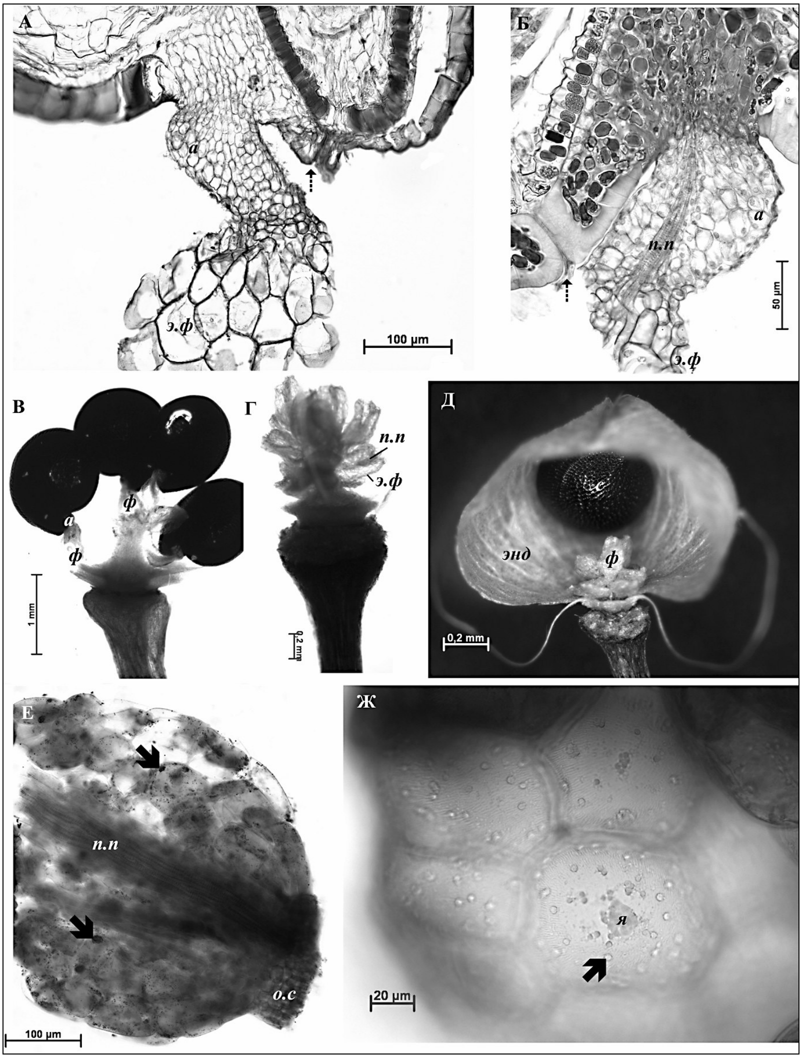



**Рис. 2.** Преобразование фуникулуса *Talinum paniculatum* после оплодотворения

А, Б – строение фуникулуса на ранних стадиях развития зародыша; В, Г, Д – фуникулус на стадии зрелых семян; Е, Ж – элайопласты в клетках эпидермиса фуникулуса: *а* – ариллус; *п.п* – проводящий пучок; *с* – семя; *ф* – фуникулус; *энд* – эндокарпий; э.*ф* – эпидермис фуникулуса; *сплошная стрелка* – элайопласт; *штриховая стрелка* – микропиле

## Развитие и внутреннее строение семенной кожуры

*Развитие*

Семенная кожура у *T. paniculatum* и *T. triangulare* формируется с участием обоих двухслойных интегументов. Сразу после оплодотворения клетки наружного слоя наружного интегумента и внутреннего слоя внутреннего интегумента увеличиваются в размерах, а в их вакуолях накапливаются танины (флобафены) в виде многочисленных мелкозернистых, а затем крупнозернистых включений жёлто-коричневого цве-

та, которые постепенно сливаются в единую массу (рис. 3, А–Г; 7, А, Б). В то же время содержимое этих клеток даёт реакцию на белки и углеводы. Внутренний слой наружного интегумента и примыкающий к нему наружный слой внутреннего интегумента на ранних стадиях развития семени содержат крахмальные зёрна (рис. 7, В). Однако эти слои быстро опустошаются и сминаются. Постепенно исчезает содержимое и из клеток внутреннего слоя внутреннего интегумента, так что в зрелом семени от него остаётся слой тонкостенных прозрачных клеток, лишённых содержимого (эндотегмен) (рис. 3, В, Г, Д; 7, А, В). Характерной особенностью этих клеток является их радиальная исчерченность, обусловленная параллельными утолщениями вторичной оболочки (рис. 4, В, 8, Е).

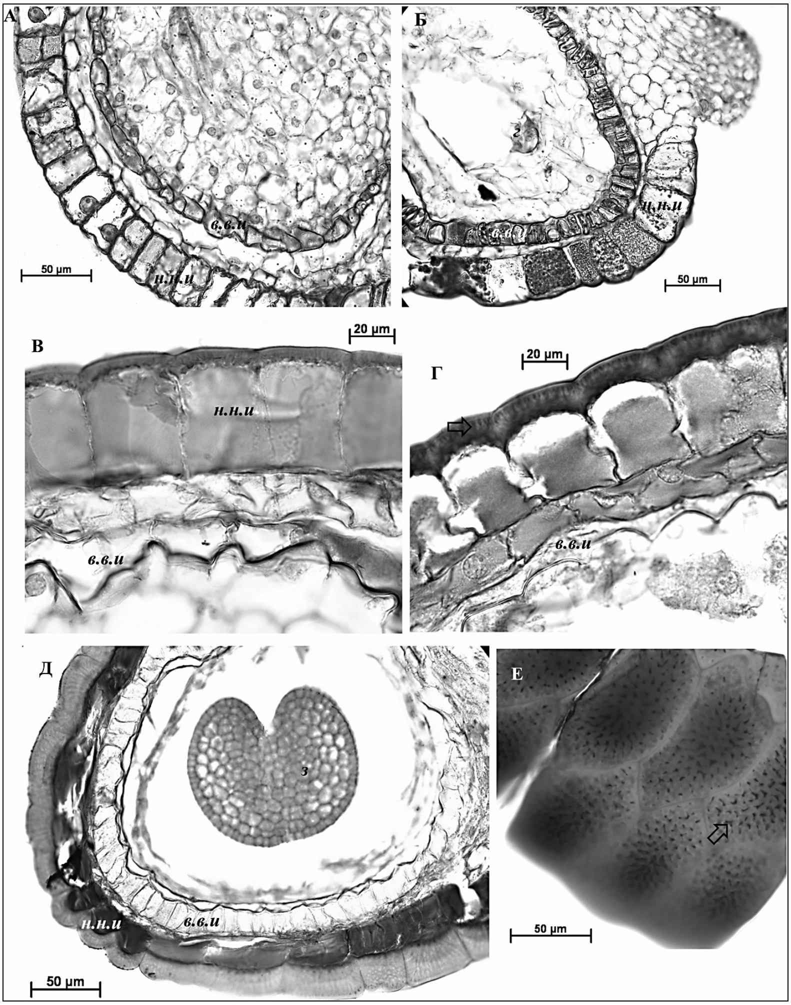



**Рис. 3.** Формирование семенной кожуры *Talinum paniculatum*
по мере созревания семени (А–Д) и поверхность семенной кожуры снаружи (Е):
*в.в.и* – внутренний слой внутреннего интегумента; *г* – гаусторий; *з* – зародыш;
*н* – нуцеллус; *н.н.и* – наружный слой наружного интегумента;
*стрелка* – поровые каналы

Спермодерма формируется главным образом из эпидермиса наружного интегумента (экзотеста), где наряду с отложением флобафенов происходит утолщение наружной стенки, в которой формируются многочисленные поровые каналы (рис. 3, В–Д; 7, А, В, Г, Е), что придаёт клетке с поверхности сетчатый вид (рис. 3, Е; 7, Д). В этот период, несмотря на перегруженность клетки флобафенами, сохраняется живая цитоплазма с ядром, локализованным рядом с утолщающейся наружной стенкой (рис. 7, А). В зрелом семени почти вся полость клетки занята мощной наружной стенкой, в которой просвечивают узкие поровые каналы. Толща стенки пропитана танинами тёмно-коричневого цвета. От полости клеток остаётся лишь узкая щель (рис. 4, А, Б; 8, Д). Снаружи клетки экзотесты покрыты слоем кутикулы. Таким образом, спермодерма обоих видов рода *Talinum* относится к экзотестально-эндотегминальному типу.

*Скульптура семян*

При полном единстве внутренней структуры и процессов развития спермодерма этих видов имеет некоторые различия, связанные с формой клеток экзотесты и микроскульптурой поверхности семян.

У *T. paniculatum* семена почти чёрные, блестящие, длиной около 1 мм, в очертании почковидные, латерально сжатые (рис. 5, А). Микропилярный край семени несколько выступает над халазальным. Между ними располагается углубление – хилярная область, где находятся рубчик (hilum) и ариллус (рис 5, А–Г).

Под световым микроскопом выявляется первичная структура клеток экзотесты. Они имеют тетра- – гексагональные очертания и слегка вытянуты (рис. 3, Е) в сторону брюшной стороны семени. Антиклинальные стенки прямые или слабоизвилистые, невыступающие. Наружная периклинальная стенка плоская (рис. 4, Б). Под сканирующим микроскопом поверхность семени почти гладкая, форма клеток нечёткая, она лишь намечается благодаря глубоким ямкам в кутикуле по углам на стыке трёх клеток (рис. 4, А; 5). В микропилярно-халазальной (брюшной) зоне клетки чуть более выпуклые (рис. 5, А–Г).

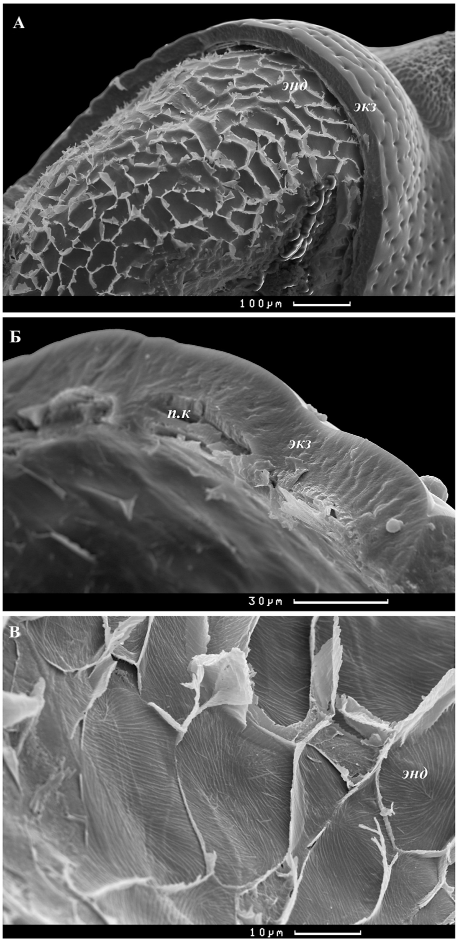


**Рис. 4.** Строение зрелой семенной кожуры *Talinum paniculatum*: *п.к* – полость клетки; *экз* – экзотеста; *энд* – эндотегмен

Семена *T. triangulare* имеют такую же форму и окраску, как у *T. paniculatum*, но чуть мельче. Клетки экзотесты пента-гексагональные (рис. 7, Д), несколько вытянутые на боковой стороне семени и почти изодиаметрические, располагающиеся правильными рядами на спинной стороне. Антиклинальные стенки прямые, невысту-

пающие. Наружные периклинальные стенки выпуклые, особенно вокруг хилярной области, где они снабжены в центре сосочками (рис. 6, Д, 8, В, Д). В хилярном углублении вокруг ариллуса расположены клетки, каждая из которых содержит овальное отверстие с ободком, выполняющее, по-видимому, функцию омфалодия (регулятора абсорбции воды при прорастании семени или утраты воды при их высыхании) (рис. 8, Б–Г).

Вероятно, что у *T. paniculatum*, в противоположность *T. triangulare*, поступление воды происходит по всей ямчатой поверхности экзотесты.

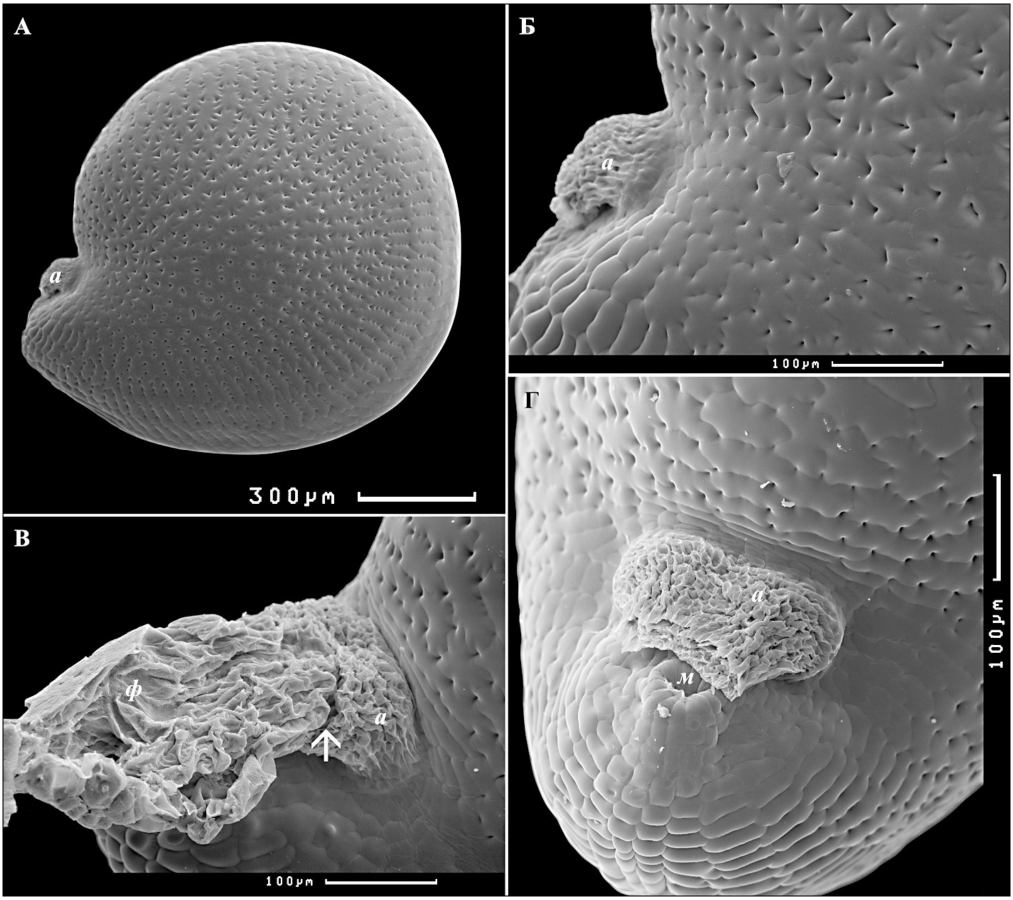



**Рис. 5**. Поверхность зрелого семени *Talinum paniculatum*

А – семя с латеральной стороны; Б – хилярная область семени;
В – дистальная часть фуникулуса и ариллус; Г – ариллус и микропиле:
*а* – ариллус; *м* – микропиле; *ф* – фуникулус;
*стрелка* – место отделения семени с ариллусом от фуникулуса

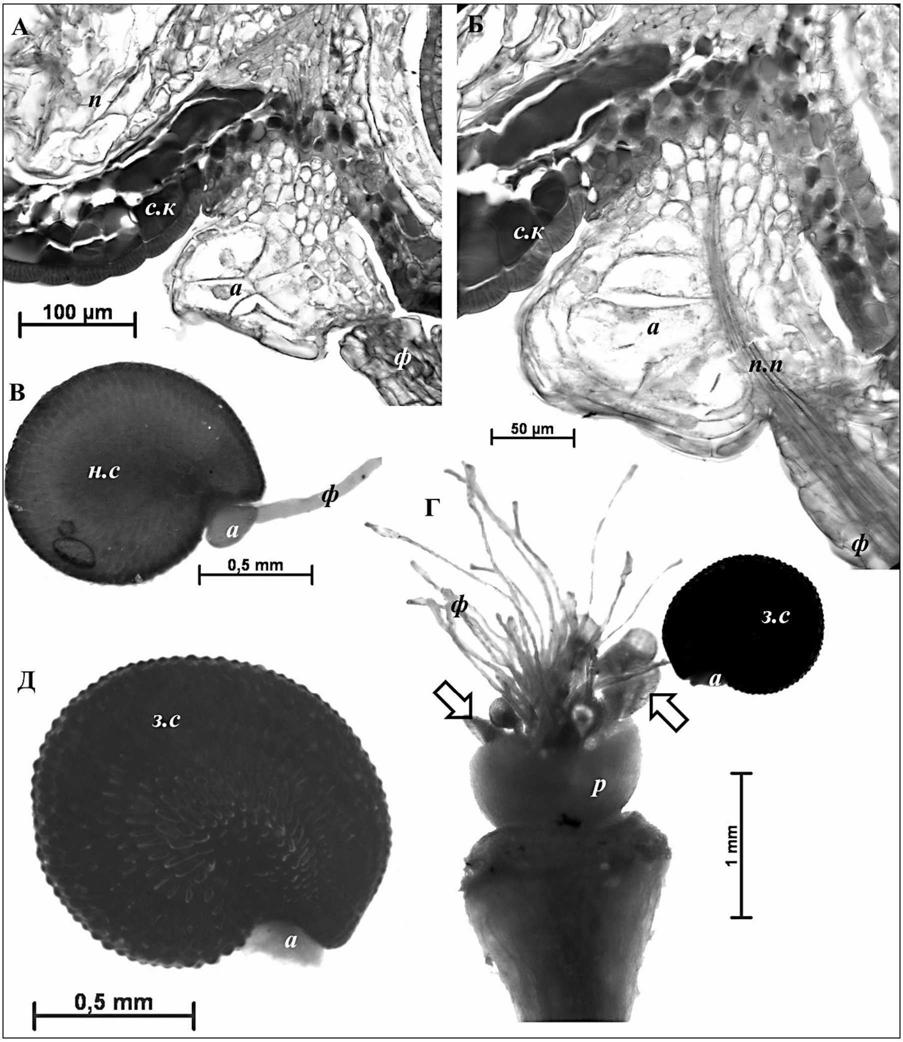



**Рис. 6.** Ариллус на разных стадиях развития у *Talinum triangulare*

А, Б – ариллус на ранних стадиях развития зародыша; В – ариллус незрелого семени; Г – колонка с фуникулусами и зрелым семенем; Д – зрелое семя:

*а* – ариллус; *з.с* – зрелое семя; *н.с* – незрелое семя; *п* – формирующийся перисперм; *п.п* – проводящий пучок фуникулуса; *р* – рецептакула; *с.к* – семенная кожура; ф – фуникулус; *стрелка* – недоразвитые семязачатки

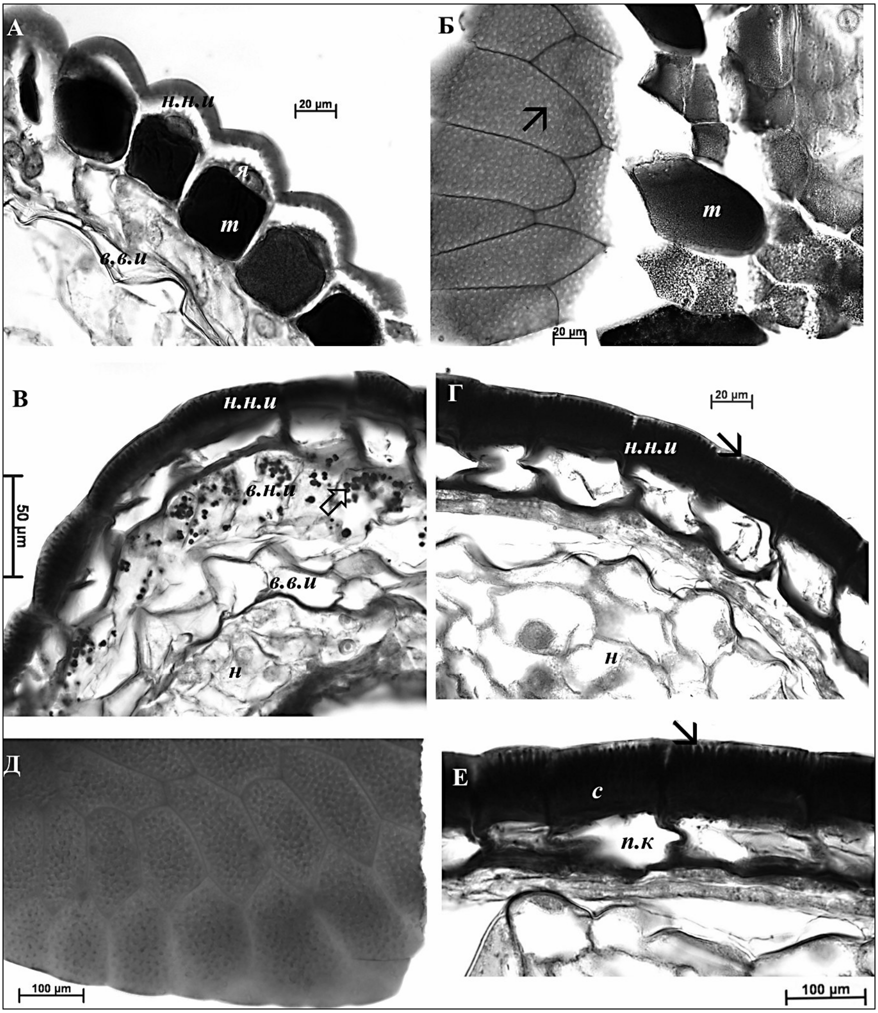



**Рис. 7.** Формирование спермодермы у *Talinum triangulare*

А, В, Г, Е – поперечные срезы спермодермы; Б – парадермальный срез через толщу незрелой экзотесты; Д – зрелая экзотеста с поверхности:

*в.в.и* – внутренний слой внутреннего интегумента; *в.н.и* – внутренний слой наружного интегумента; *н* – нуцеллус; *н.н.и* – наружный слой наружного интегумента; *п.к* – полость клетки экзотесты; *с* – наружная стенка клетки экзотесты; *т* – танины; *я* – ядро; *простая стрелка* – поровый канал; *двойная стрелка* – крахмальные зёрна

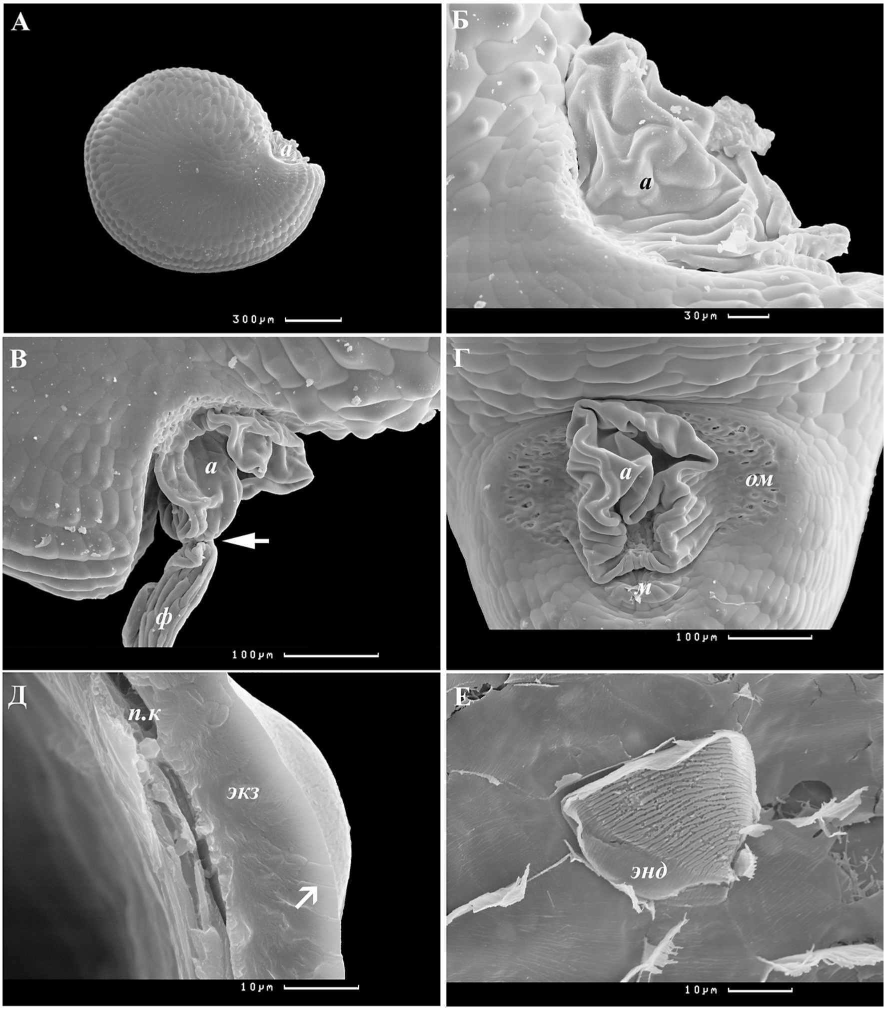



**Рис. 8.** Зрелое семя *Talinum triangulare*

А – семя с латеральной стороны; Б – хилярная область с ариллусом; В – дистальная часть фуникулуса и ариллус; Г – омфалодий с поверхности; Д – семенная кожура в разрезе; Е – клетки эндотегмена:

*а* – ариллус; *м* – микропиле; *ом* – омфалодий; *п.к* – полость клетки; *ф* – фуникулус; *широкая стрелка* – поровые каналы; *узкая стрелка* – место отрыва ариллуса от фуникулуса

## Обсуждение и выводы

У обоих исследованных видов рода *Talinum* семязачаток крассинуцеллятный, анакампилотропный, с двумя двухслойными интегументами и эндостомом, вполне типичный для Centrospermae. Тип спермодермы – экзотестально-эндотегминальный – также характерен для подавляющего большинства представителей этой группы. Иными словами, такие фундаментальные характеристики как тип семязачатка и спермодермы у представителей рода *Talinum* вполне обычны для всех центросемен-

ных и, стало быть, всех портулакоидных их форм. Анатомическое строение клеток экзотесты в сем. Portulacaceae s. ampl. достаточно разнообразно (Плиско, 1991). Изученные нами виды рода *Talinum* по этой структуре очень похожи на *Claytonia virginica* L. (исчерченность толщи стенок порами, мозаичная структура с поверхности) и отчасти напоминают виды *Pereskia* (Cactaceae) (см. Вышенская, 1991) и *Pleuropetalum* (Amaranthaceae) (Veselova et al., 2009). Таким образом, анатомическое строение семенной кожуры *Talinum* не даёт однозначных подтверждений самостоятельности сем. Talinaceae.

В то же время существует большое разнообразие микроскульптуры семян у видов *Talinum* (Nyananyo, 1993). Эти внешние признаки, по-видимому, связаны с экологией, способом рассеивания и распространения семян.

*T. triangulare* присуще взрывное разбрасывание семян, когда скручивающиеся створки задевают семена и отбрасывают их на расстояние до полуметра. Такое баллистохорное рассеивание семян, возможно, дополняется последующим зоохорным их распространением, на что указывает наличие ариллуса, содержащего белки и жиры. Наличие омфалодия, вероятно, способствует интенсификации поглощения воды опавшим семенем и его быстрому прорастанию, что может быть адаптивно выгодно в семиаридных местообитаниях, которые в основном и населяют виды *Talinum*.

Хотя *T. triangulare* и выбран в качестве типового вида рода *Talinum* (McNeill, 1977; Brummitt, 1978), присущий ему способ диссеминации не типичен для рода в целом. У большинства его видов коробочка вскрывается постепенно, благодаря образованию продольных дорзальных и кольцевой базальной щелей, дополняющемуся тангенциальным расщеплением перикарпия с образованием наружных и внутренних полустворок (Galati, 1986; Carolin, 1987; Ferguson, 2001; Veselova et al., 2011). Наружные из них сразу же опадают. Вскрывание плода, включающее тангенциальное расщепление перикарпия, – очень редкий способ вскрывания плода (Roth, 1977), его даже не упоминают в работах отечественных авторов по карпологии (Каден, 1962, 1964; Левина, 1981; Бобров и др., 2009).

Возможно, что с этим высоко специфичным способом вскрывания плода *T. paniculatum* связано и необычное преобразование его фуникулуса. После опадения жёстких наружных полустворок семена остаются в плёнчатой внутренней части перикарпия (= эндокарпии), висящей на дорзальных проводящих пучках. Его узкие продольные щели и узкое базальное отверстие препятствуют высвобождению семян, которые в условиях лаборатории могут оставаться там неделями. Такое замедленное выпадение семян, вероятно, может быть ускорено в случае проникновения в полость вскрывшейся коробочки мелких насекомых. Привлекать их может отслоившийся тонкостенный эпидермис фуникулуса, клетки которого содержат элайопласты. В пользу этого предположения свидетельствует то, что ариллус у *T. paniculatum* не содержит питательных веществ и, следовательно, не может эффективно привлекать насекомых для зоохорного распространения семян, дополняющего барохорию. В то же время богатый питательными веществами отслоившийся эпидермис фуникулусов остаётся на плаценте при высвобождении семени из плода и потому не в состоянии обеспечить его зоохорное распространение. Следовательно, этот эпидермис может функционировать только как аттрактант для привлечения насекомых внутрь вскрывшейся коробочки.

Длительное пребывание семян во вскрывшемся плоде должно неизбежно сочетаться с каким-либо механизмом задержки их прорастания. Плёнчатая внутренняя часть перикарпия, удерживающая семена во вскрывшемся плоде, едва ли способна предотвратить их намокание во время дождя (и последующее прорастание in situ). В то же время механизмы глубокого покоя семян скорее всего адаптивно невыгодны в семиаридных условиях. Поэтому мы предполагаем, что у *T. paniculatum* механизмом задержки прорастания семян является отсутствие омфалодия – специализированной структуры поглощения воды семенем, – снижающее водопроницаемость семенной кожуры, что и предохраняет семена от преждевременного прорастания внутри вскрывшейся коробочки.

## Список литературы

*Барыкина Р.П., Веселова Т Д., Девятов А.Г. и др.* 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во Моск. ун-та. 311 с.

*Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С.* 2009. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. – М.: Книжный дом «Либроком». 400 с.

*Вышенская Т.Д.* 1991. Семейство Cactaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 3. – Л.: Наука. С. 41–57.

*Гусев Ю.Д.* 1980. Семейство портулаковых (Portulacaceae) // Жизнь растений. Т. 5(1). – М.: Просвещение. С. 361–263.

*Каден Н.Н.* 1962. Типы продольного вскрывания плодов // Бот. журн. Т. 47. № 4 С. 495–505.

*Каден Н.Н.* 1964. Ещё раз о способах вскрывания плодов // Бот. журн. Т. 49. № 12. С. 1776–1779.

*Левина Р.Е.* 1987. Морфология и экология плодов. – Л.: Наука. 160 с.

*Плиско М.А.* 1991. Portulacaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 3. – Л.: Наука. С. 28–33.

*Тахтаджян А.* 1987. Система магнолиофитов. – Л.: Наука. 439 с.

*Brummitt R.K.* 1978. Report of the Committee for Spermatophyta, 21 // Taxon. Vol. 27. № 5/6. P. 543–546.

*Carolin R.* 1987. A review of the family Portulacaceae // Austral. J. Bot. Vol. 35. № 4. P. 382–412.

*Ferguson D.J.* 2001. *Phemeranthus* and *Talinum* (Portulacaceae) in New Mexico // The New Mexico Bot. Vol. 20. P. 1–7.

*Galati B.* 1986. Ontogenia del fruto de *Talinum paniculatum* (Jacq.) Gaertn. (Portulacaceae) // Parodiana. Vol. 4. P. 123–131.

*McNeill J.* 1977. Proposal to conserve 2406 *Talinum* Adanson with the type *T. triangulare* (Jacq.) Willd. // Taxon. Vol. 26. № 1. P. 147.

*Nyananyo B.L.* 1993. Pollen morphology in the *Portulacaceae* (Centrospermae) // Folia Geobot. Phytotax. Vol. 27. P. 387–400.

*Nyananyo B.L., Olowokudejo J.D.* 1986. Taxonomic studies in the genus *Talinum* (Portulacaceae) in Nigeria // Willdenowia. Vol. 15. S. 455–463.

*Nyffeler R., Eggli U.* 2010. Disintegrating Portulacaceae: A new familial classification of the suborder Portulacineae (Caryophyllales) based on molecular and morphological data // Taxon. Vol. 59. № 1. P. 227–240.

*Pax F.* 1889. Portulacaceae // Engler A., Prantl K. (Herausg.) Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. 3. Teil 1. Abt. B. – Leipzig: W. Engelmann. S. 51–60.

*Roth I.* 1977. Fruits of Angiosperms // Zimmermann W., Carlquist S., Ozenda P., Wulff H.D. [Herausg.] Handbuch der Pflanzenanatomie. Spezieller Teil. Band 10. Teil 1. – Berlin, Stuttgart: Gebrüder Borntraeger. S. I–XVI, 1–675.

*Steiner E.* 1944. Cytogenetic studies on *Talinum* and *Portulaca* // Bot. Gaz. Vol. 105. № 3. P. 374–379.

*Timonin A.C.* 2005. Cymoid evolution resulting in (closed) thyrse: *Talinum* Adans (Portulacaceae) versus Wilhelm Troll // Wulfenia. Bd. 12. S. 1–19.

Veselova T.D., Timonin A.C. 2009. *Pleuropetalum* Hook. f. is still an anomalous member of Amaranthaceae Juss. An embryological evidence // Wulfenia. Bd. 16. P. 99–116.

*Veselova T.D., Dzhalilova Kh. Kh., Timonin A.C.* 2011. Atypical fruit of *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd., the type species of the genus *Talinum* (Talinaceae, former Portulacaceae) // Wulfenia. Bd. 18. S. 15–35.

# ЭВОЛЮЦИЯ ГИНЕЦЕЯ ОДНОДОЛЬНЫХ И ВЫСШИХ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ: ВСЕГДА ЛИ АПОКАРПИЯ ВТОРИЧНА?

***Д.Д. Соколов, М.В. Ремизова, П.Дж. Рудалл***

Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Rudall P.J. GYNOECIUM EVOLUTION IN MONOCOTS AND EUDICOTS: IS APOCARPY ALWAYS A DERIVED CONDITION? Maximum parsimony optimizations of characters related to intercarpellary fusion are performed for early-divergent lineages of angiosperms, eudicots and monocots using tree topologies inferred from molecular phylogenetic studies. The maximum parsimony approach indicates that syncarpy with congenital intercarpellary fusion is ancestral for core eudicots, with subsequent reversals. The presence of intercarpellary fusion is revealed to be ancestral for monocots, with subsequent reversals, though it is not clear whether intercarpellary fusion in ancestral monocots was congenital, postgenital, or a combination of both. Some important aspects of maximum parsimony reconstructions are affected by minor changes in tree topology, mode of character coding and morphological interpretations in critical taxa. Most types of analysis indicated several independent origins of septal nectaries in monocots, but one yielded equivocal results that inferred a single origin of septal nectaries with subsequent losses in various monocot lineages. Potential methodological problems of the maximum parsimony approach in reconstructing character evolution are discussed.

Наличие гинецея из плодолистиков, заключающих в себе семяпочки (покрытосемянность), является одним из ключевых эволюционных приобретений цветковых растений (Endress, 1997, 2001a; Endress, Igersheim, 2000). Несмотря на то, что гомологии между репродуктивными структурами голосеменных и плодолистиками цветковых растений остаются неясными (например, Красилов, 1989; Frohlich, 2003; Соколов, Тимонин, 2007; Frohlich, Chase, 2007; Doyle, 2008), в пределах Angiospermae плодолистик всегда проявляет себя как нечто целостное (в том числе и в эволюционном отношении), как та структурная единица, из совокупности которых образуется гинецей (Волгин, Тихомиров, 1980). Поэтому нет никаких сомнений в важности изучения эволюционных преобразований гинецея в различных группах покрытосеменных. Гинецей из нескольких свободных плодолистиков (или с единственным свободным плодолистиком) традиционно рассматривали как исходное для покрытосеменных состояние[1] (например, Bessey, 1915; Thorne, 1958; Hutchinson, 1959; Имс, 1964; Тахтаджян, 1966; Endress, 1982; Cronquist, 1988). Эта точка зрения подтверждается и исследованиями последних лет (Doyle, Endress, 2000; Endress, Igersheim, 2000; Endress, 2001a,b; Armbruster et al., 2002; Endress, Doyle, 2009; Doyle, Endress, 2011). Однако, принимая во внимание топологии молекулярно-филогенетических деревьев, приходится предполагать, что в эволюции гинецея покрытосеменных растений имели место многочисленные реверсии. Иными словами, приобретённое в ходе эволюции срастание между плодолистиками во многих случаях было вторично утрачено (например, Endress, 2002, 2011). Во всяком случае, если настаивать на

---

[1] Интересно, что эта точка зрения – хотя и самая распространенная, но не единственная. Так, Haines & Lye (1986) высказались за примитивность синкарпного гинецея с центрально-угловой плацентацией и образованием локулицидных коробочек. Они предполагали, что апокарпия, у какого бы таксона покрытосеменных она ни встречалась, всегда представляет собой производное состояние.

примитивном характере свободных плодолистиков во всех без исключения (или хотя бы в большинстве) групп покрытосеменных, где эта особенность имеет место, то придётся принять, что срастание между плодолистиками возникало слишком много раз. Более экономным (то есть заставляющим предположить меньшее число эволюционных событий) является сценарий с реверсиями, то есть вторичными утратами срастания между плодолистиками.

Основанные на принципе максимальной экономии (парсимонии) выводы о вторичной утрате срастания между плодолистиками во многих конкретных таксонах противоречат традиционным взглядам на эволюцию гинецея. Наиболее яркими (и болезненными для ботаников) примерами могут служить семейства пальмы (Arecaceae, см. Rudall et al., 2011), розоцветные (Rosaceae) и бобовые (Leguminosae). Необходимо отметить, что выявление родственных связей каждого из этих трёх семейств на основании сравнительно-морфологических (структурных) данных было сопряжено с большими трудностями. Возможно, эти трудности были вызваны именно переоценкой таксономической значимости признаков строения гинецея и трактовкой апокарпии как непременно примитивного состояния признака.

Весьма сложен вопрос об эволюции гинецея у однодольных растений. Согласно традиционной (или, во всяком случае, весьма популярной) точке зрения, исходным для однодольных, как и для покрытосеменных в целом, считают гинецей со свободными плодолистиками (например, Тахтаджян, 1964, 1966, 1987; Имс, 1964; Uhl, Moore, 1971; Cronquist, 1988). Срастание между плодолистиками отсутствует лишь у небольшого числа однодольных, а именно: у некоторых пальм, у части представителей группы Helobiae (подкласс Alismatidae в системах А.Л. Тахтаджяна) и у всех видов семейства Triuridaceae. В традиционных, основанных на структурных данных системах однодольных растений эти три группы (по крайней мере, Helobiae), обычно размещали вблизи основания филогенетического древа (например, Wettstein, 1924; Тахтаджян, 1966, 1987; Cronquist, 1981, 1988). Было высказано и другое мнение, согласно которому гинецеи со свободными плодолистиками возникли у однодольных вторично, при этом возврат к апокарпии происходил, вероятно, неоднократно (Dahlgren et al., 1985).

Исследования последних лет, выполненные с использованием молекулярных данных, позволили существенно прояснить филогенетические взаимоотношения в пределах однодольных (Chase, 2004; Chen et al., 2004; Davis et al., 2004; Tamura et al., 2004; Chase et al., 2006; Givnish et al., 2006; Graham et al., 2006; Iles et al., in press). В целом можно считать, что использование молекулярных данных дало возможность сформулировать убедительные и устойчивые представления об объёме и родственных связях крупных таксонов, хотя отдельные (на наш взгляд – второстепенные) вопросы макрофилогении однодольных остаются предметом дискуссий. Использование топологий молекулярно-филогенетических деревьев как основы для реконструкции эволюции морфологических признаков согласуется с общим выводом Р. Дальгрена с соавторами (Dahlgren et al., 1985) о вторичности апокарпии у однодольных, хотя принимаемый в настоящее время объём многих таксонов и представления об их родственных взаимоотношениях – существенно иные, чем в упомянутой работе.

Ранее, используя стандартные процедуры картирования морфологических признаков на молекулярно-филогенетических деревьях, мы построили максимально

экономные реконструкции эволюции морфологических признаков гинецея однодольных растений (Remizowa et al., 2010). Мы показали, что результаты картирования в большой степени зависят от того, как именно признаки будут закодированы (то есть введены в программу в виде численных обозначений в форме, пригодной для компьютерной обработки), а также от топологии самого дерева. В этой работе мы более подробно рассматриваем значение кодирования признаков и топологии филогенетических деревьев для реконструкции эволюции гинецея однодольных растений. Кроме того, мы привлекаем для анализа данные по морфологии гинецея у внешних групп и сравниваем возможные направления эволюции гинецея у однодольных и высших двудольных. Максимально экономные реконструкции эволюции признаков гинецея были получены в программе WinClada (Nixon, 2002).

**Топологии использованных филогенетических деревьев**

В нашей предыдущей работе (Remizowa et al., 2010) для получения максимально экономных реконструкций признаков гинецея мы использовали молекулярно-филогенетические деревья с 39 терминальными группами и 1 гипотетической внешней группой. Топология этих деревьев была основана на работах Angiosperm Phylogeny Group (APG III, 2009) и Stevens (2001 and onwards). Расположение таксонов внутри Tofieldiaceae было принято как в работе Azuma & Tobe (2011). В настоящем исследовании мы используем деревья трёх различных топологий. Эти деревья различаются взаимным расположением таксонов в пределах однодольных, но имеют одинаковый характер взаимоотношений между внешними группами. Всего нами было взято 38 внешних групп, включая базальные покрытосеменные (ANITA-grade), магнолииды и базальные высшие двудольные, а также общую терминальную группу, представляющую «ядро высших двудольных» (= core eudicots sensu APG III, 2009) за исключением порядка Gunnerales. Эту последнюю группировку предложено называть Pentapetalae (Cantino et al., 2007), так как для многих её представителей характерны цветки с пентамерным двойным околоцветником, нетипичные для базальных групп высших двудольных («basal eudicots»). Взаимное расположение внешних групп принято согласно APG III (2009). Родственные отношения семейств внутри порядков приняты по Haston et al. (2007) за исключением Ranunculales, где мы следуем работам Kim et al. (2004) и Endress & Doyle (2009). В пределах семейства Winteraceae род *Takhtajania* и остальные представители семейства (Winteroideae) приняты как две отдельные терминальные группы (Karol et al., 2000; Doust, Drinnan, 2004). Названия таксонов приняты согласно APG III (2009) за исключением группы «Pentapetalae» (Cantino et al., 2007), так как этой кладе в классификации APG III не присвоено формального названия. Мы согласны с Endress (2010) в том, что порядок Gunnerales следует исключить из «ядра высших двудольных» и рассматривать его как составную часть грады базальных высших двудольных.

На дереве с топологией #1 расположение терминальных групп однодольных такое же, как в нашей предыдущей работе (Remizowa et al., 2010). Деревья с топологией #2 отличаются положением семейств Araceae и Tofieldiaceae в пределах порядка Alismatales; взаимное расположение этих семейств принято согласно Iles et al. (in press). На деревьях с топологией #3 внесены два дополнительных изменения – в том же порядке Alismatales изменено положение семейств Scheuchzeriaceae и Aponogetonaceae, а представители семейства Araceae разделены на две терминаль-

ные группы, так как *Gymnostachys*, возможно, является сестринской группой к остальным ароидным (Iles et al., in press). Последнее изменение особенно важно, так как гинецей *Gymnostachys* можно рассматривать как истинно мономерный, так и как псевдомономерный (Buzgo, 2001; Igersheim et al., 2001).

## О понимании терминов «апокарпия» и «синкарпия»

Взаимоотношения между апокарпными и синкарпными гинецеями – один из наиболее важных и сложных вопросов эволюционной морфологии цветка. Тем не менее, до сих пор сохраняются разные толкования самих понятий «синкарпия» и «апокарпия». В связи с этим, например, разные авторы вкладывают разный смысл в утверждения типа «исходным для однодольных является апокарпный [или синкарпный] гинецей».

Существуют по крайней мере три различных понимания термина «синкарпия» (детальный обзор этой проблемы дан в работе С.А. Волгина и В.Н. Тихомирова, 1980). Часть авторов при определении термина «синкарпия» уделяет большое внимание типу срастания между плодолистиками. Выделяют два типа срастания структур у высших растений – конгенитальное и постгенитальное. В ходе морфогенеза процесс конгенитального срастания не может быть наблюдаем напрямую, так как органы закладываются *ab initio* сросшимися (наблюдать удаётся уже готовый результат в виде сросшихся структур). Наличие конгенитального срастания можно выявить только путём сравнения с родственными формами при последующем проведении гомологий между изучаемыми структурами. Другими словами, необходимо знать родственные связи изучаемого объекта (его положение на филогенетическом древе). Тот факт, что конгенитальное срастание не является процессом в прямом смысле этого слова, и его наличие приходится устанавливать путём умозаключений, привёл к достаточно сильной критике концепции конгенитального срастания (см. обзоры: Sattler, 1977, 1978; Тимонин, 2001; Timonin, 2004). Напротив, постгенитальное срастание представляет собой процесс, который можно увидеть в морфогенезе. При постгенитальном срастании поверхности изначально свободных структур соприкасаются, а затем срастаются друг с другом (см. обзор: Verbeke, 1992).

Исторически под синкарпным исходно понимали гинецей с любым типом срастания между плодолистиками (см.: Волгин, Тихомиров, 1980). Это понимание синкарпии принято в работах начала XX века (например, Engler, 1904; Wettstein, 1924). Из современных сводок, в которых принят такой взгляд, можно указать последнюю монографию А.Л. Тахтаджяна (например, Takhtajan 2009). Апокарпным, согласно этой концепции, называют гинецей с полностью свободными во время цветения плодолистиками. Troll (1928) предложил называть синкарпными только многогнёздные гинецеи (независимо от способа срастания между плодолистиками) с центрально-угловой плацентацией, сужая тем самым значение этого термина. Для более широкого понятия, которое до этого обозначали как синкарпию, он предложил термин «ценокарпия». Понимание синкарпии в объёме, предложенном Troll, было принято в большинстве работ А.Л. Тахтаджяна (1964, 1966, 1987).

Согласно теории Leinfellner (1950), синкарпными следует признавать только те гинецеи, в которых плодолистики срастаются между собой исключительно конгенитально (при этом замыкание брюшного шва каждого отдельного плодолистика, если оно имеет место в (сим)пликатной зоне – постгенитальное!). Апокарпными же гине-

цеями следует считать те из них, где плодолистики свободны хотя бы на ранних стадиях морфогенеза. Следовательно, в полностью сформированном (рассматриваемом во время цветения) апокарпном гинецее плодолистики могут оставаться свободными или срастаться между собой постгенитально. Таким образом, гинецеи, в которых плодолистики срастаются только постгенитально, в системе взглядов Leinfellner не признают как синкарпные (или ценокарпные).

Поскольку вывод о наличии конгенитального срастания есть непременно результат эволюционной интерпретации, концепция Leinfellner осмысленна только при уверенности в примитивности апокарпного гинецея. К счастью, примитивность апокарпии у покрытосеменных в целом подтверждается последними исследованиями (см. выше).

Терминология, предложенная Leinfellner (1950), на данный момент оказалась наиболее принятой в морфологической (по крайней мере, зарубежной) литературе (см. Endress, 2011), поэтому в данной статье при описании структуры гинецея мы будем придерживаться терминологии Leinfellner (1950). Вместе с тем, нам хотелось бы сделать акцент не на термины, а на эволюцию самих структур и процессов морфогенеза.

## О кодировании признаков строения гинецея

Мы анализировали максимально-экономные реконструкции следующих признаков: (1) наличие срастания между плодолистиками (безотносительно типа срастания), (2) наличие конгенитального срастания между плодолистиками, (3) наличие септальных нектарников. Срастание плодолистиков через флоральный центр в признаках 1 и 2 не учитывали. Кодирование признаков такое же, как в работе Remizowa et al. (2010), если специально не указано иное. Во всех внешних группах признано отсутствие септальных нектарников. Наличие срастания между плодолистиками во внешних группах принято согласно литературным данным (Endress, Igersheim, 1997, 1999; Igersheim, Endress, 1997, 1998; Endress et al., 2000; Endress, Doyle, 2009).

Гинецей Annonaceae, Monimiaceae и Winteraceae – Winteroideae закодирован как апокарпный без постгенитального срастания между плодолистиками. Детальный анализ филогенетических взаимоотношений в пределах семейства анноновые указывает на примитивность апокарпии в этом семействе, несмотря на то, что у представителей двух родов плодолистики по всей своей длине срастаются конгенитально, а у ещё одного рода завязи плодолистиков срастаются конгенитально, а дистальные части плодолистиков – постгенитально (Couvreur et al., 2008). В пределах Winteroideae частичное срастание плодолистиков отмечено у *Zygogynum*, но представители этого рода находятся глубоко внутри клады, включающей таксоны со свободными плодолистиками (Doust, Drinnan, 2004). Гинецей *Degeneria* не кодировали как мономерный, так как у этого растения иногда отмечают два плодолистика, которые в этом случае не срастаются между собой (Тахтаджян, 1980; Igersheim, Endress, 1997). В семействе Monimiaceae род *Tambourissa*, для которого характерен синкарпный гинецей (Endress, Igersheim, 1997), находится на молекулярно-филогенетических деревьях внутри клады, включающей помимо него лишь таксоны с апокарпным гинецеем (Renner et al., 2010).

Группа «Pentapetalae» закодирована как имеющая неопределённое строение гинецея (а именно, плодолистики либо свободные, либо конгенитально сросшиеся).

Такое кодирование основано на следующих, противоречащих друг другу, сведениях о гинецее архаичных Pentapetalae. Семейство Dilleniaceae, возможно, представляет собой группу, сестринскую к прочим Pentapetalae (Moore et al., 2010). Максимально экономная реконструкция эволюции строения гинецея Dilleniaceae, основанная на топологии молекулярно-филогенетических деревьев, говорит о примитивности апокарпии без постгенитального срастания между плодолистиками в этом семействе (Horn, 2009). С другой стороны, для крупной клады, объединяющей представителей порядков Berberidopsidales, Santalales, Caryophyllales и группу asterids (APG III, 2009; Moore et al., 2010), исходным состоянием следует считать синкарпию с конгенитальным срастанием между плодолистиками. Исходное состояние гинецея для третьей крупной клады Pentapetalae (которая включает Saxifragales, Vitales и группу «rosids») остаётся пока неясным.

При кодировании признаков для получения максимально экономных реконструкций эволюции гинецея неизбежно возникает вопрос о том, какое состояние признака «наличие/отсутствие конгенитального срастания» должно быть присвоено таксонам, представители которых имеют мономерный гинецей. Можно рассматривать мономерию как третье состояние этого признака (Remizowa et al., 2010), так как переход к мономерному гинецею возможен как от полимерного апокарпного, так и от полимерного синкарпного гинецея (например, Rudall et al., 2005). На практике кодирование мономерного гинецея как третьего состояния признака даёт тот же результат в отношении реконструкции эволюционных событий во внутренних узлах дерева, как в случае, если таксону с мономерным гинецеем присваивается неизвестное состояние признака (см. Endress, Doyle, 2009). Наконец, мономерный гинецей можно приравнять к апокарпному (конгенитальное срастание отсутствует), так как случаи перехода к истинной мономерии от синкарпии крайне редки (Doyle, Endress, 2000), хотя и существуют (Волгин, 1986; Sokoloff et al., 2009). В настоящем исследовании (если не указано иного) мы придерживались последней точки зрения, принимая во внимание тот факт, что у базальных покрытосеменных и магнолиид переход к мономерному гинецею произошёл, по всей вероятности, из полимерного апокарпного гинецея.

### Эволюция гинецея у однодольных растений

Безотносительно топологии дерева и способа кодирования мономерного гинецея полученные нами максимально экономные реконструкции показывают, что гинецей со сросшимися плодолистиками является исходным для однодольных, а случаи апокарпии вторичны (см. также: Chen et al., 2004). Для получения этого результата способ срастания плодолистиков значения не имеет. Если мономерный гинецей рассматривать как апокарпный без постгенитального срастания между плодолистиками, то реконструкции выявляют срастание плодолистиков как синапоморфию однодольных (рис. 1, справа). При кодировании мономерного гинецея как отдельного (третьего) состояния признака появляется неопределённость, а именно: равно экономными являются сценарии, в которых срастание между плодолистиками есть синапоморфия однодольных или же всех покрытосеменных за исключением *Amborella*, Nymphaeales и Austrobaileyales (рис. 1, слева). Этот результат не зависит от выбора одной из трёх рассматриваемых здесь топологий дерева.

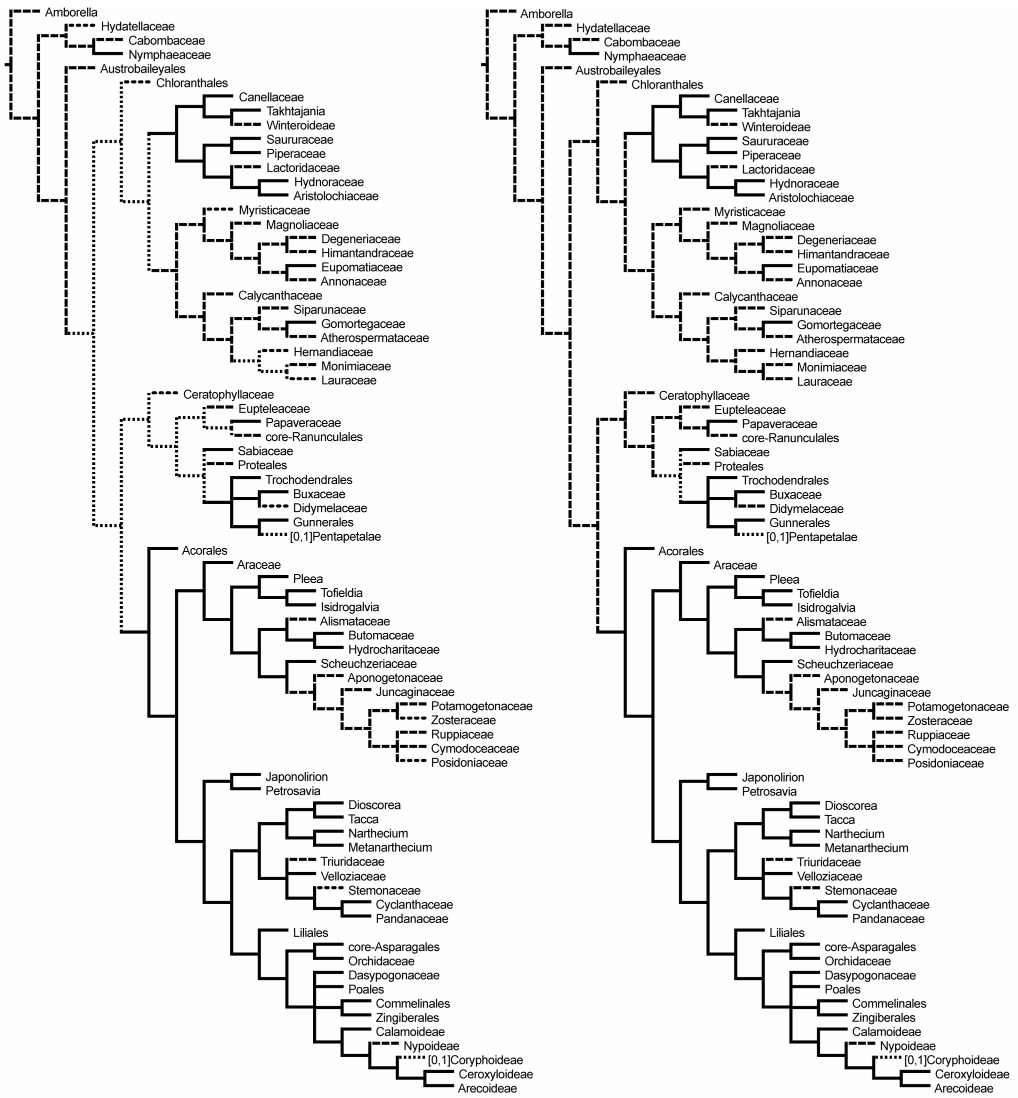



**Рис. 1**. Максимально экономные реконструкции эволюции признака «наличие срастания между плодолистиками», полученные на деревьях с топологией #1

На дереве слева линией из коротких округлых штрихов обозначены таксоны с мономерным гинецеем, линией из длинных прямоугольных штрихов – таксоны со свободными плодолистиками, сплошной линией – таксоны со сросшимися плодолистиками, линией из квадратных точек показана неопределенность в оптимизации (возможно несколько одинаково экономных реконструкций, различающихся сценариями преобразования признаков в этих участках дерева). На дереве справа мономерные гинецеи интерпретированы как апокарпные без постгенитального срастания плодолистиков, остальные обозначения те же

При построении сценария эволюции признака «конгенитальное срастание между плодолистиками», то есть синкарпии в понимании Leinfellner (1950), результат зависит от топологии дерева. Если в качестве основы для анализа выбрать дерево #1, то гинецей с конгенитальным срастанием плодолистиков был исходным для однодольных (рис. 2, слева), и потеря конгенитального срастания происходила независимо в разных группах. Согласно этому сценарию, в порядке Alismatales конгенитальное срастание было сначала потеряно, а затем вновь вторично независимо приобретено в некоторых кладах. При использовании деревьев с топологиями #2 и #3 направления эволюционных преобразований гинецея с конгенитально сросшимися плодолистиками остаются неясными (рис. 2, среднее и правое деревья). Так, при DELTRAN оптимизации апокарпия (то есть состояние, при котором плодолистики в морфогенезе закладываются свободными) оказывается предковым состоянием для всех однодольных. При этом на деревьях с топологией #2 возможны разные варианты эволюции синкарпии у представителей порядка Alismatales (рис. 2, среднее дерево), а на деревьях с топологией #3 как предковое состояние для Alismatales выявляется отсутствие конгениального срастания между плодолистиками.

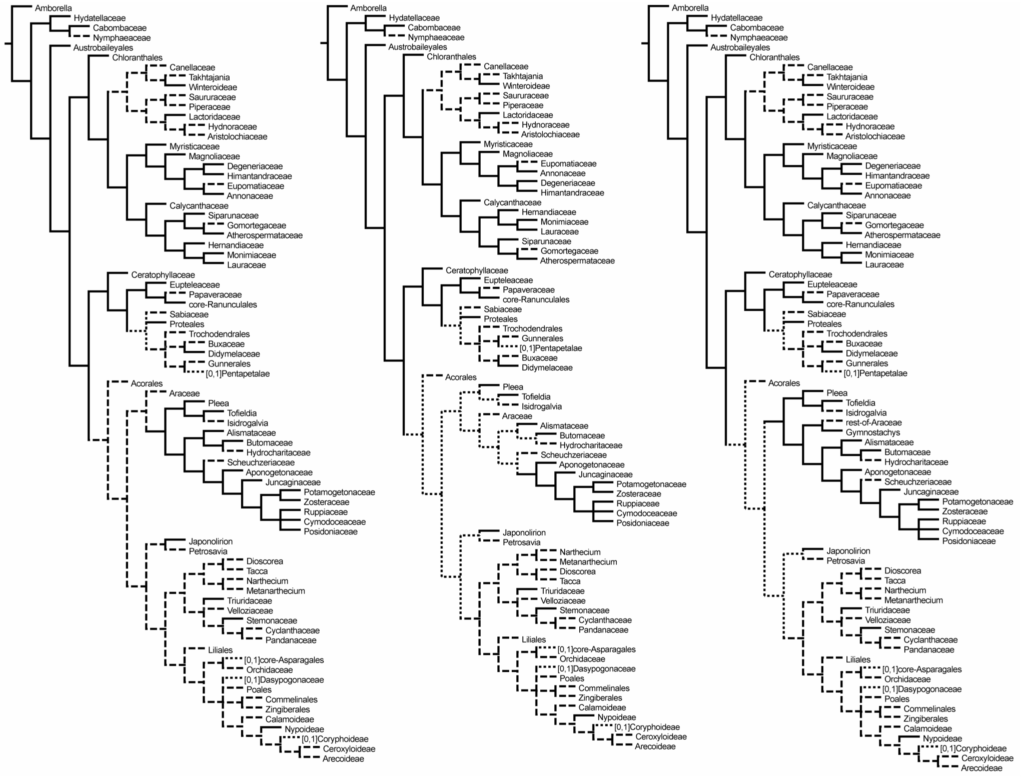



**Рис. 2.** Максимально экономные реконструкции эволюции признака «наличие конгенитального срастания», полученные на дереве с топологией #1 (слева), дереве с топологией #2 (в центре) и дереве с топологией #3 (справа)

Мономерный гинецей принят как апокарпный. Сплошной линией показано отсутствие конгенитального срастания между плодолистиками, прерывистой линией из длинных штрихов – наличие конгенитального срастания между плодолистиками, прерывистой линией из квадратных точек – неопределенность

Уникальным для однодольных признаком является наличие септальных нектарников, расположенных на боковых поверхностях плодолистиков (см. обзоры: Endress, 1995; Smets et al., 2000; Remizowa et al., 2010). Наличие септальных нектарников коррелирует с наличием постгенитального срастания между плодолистиками (Hartl, Severin, 1981; van Heel, 1988; Rudall, 2002; Remizowa et al., 2006, 2010; Ремизова, 2008). Аналоги септальных нектарников у других покрытосеменных не найдены, хотя гинецеи с постгенитальным срастанием между плодолистиками распространены достаточно широко (см., например: Endress et al., 1983; Matthews, Endress, 2005; Геворкян, 2010; Шамров, Геворкян, 2010; Endress, 2011). Относительно эволюции признака «постгенитальное срастание» были высказаны две точки зрения. Согласно первой из них, принимающей первичность синкарпии, постгенитальное срастание, как и септальные нектарники, были независимо приобретены в разных группах однодольных (Doyle, Endress, 2000; Endress, Doyle, 2009). Согласно второй точке зрения, септальные нектарники возникли лишь однажды, но затем были утрачены во многих группах (например, у части Nartheciaceae, всех представителей Liliales, Orchidaceae, у ветроопыляемых представителей Poales и т.д.).

Вторая точка зрения основывается на том, что, строго говоря, морфогенетического запрета на формирование септальных нектарников при полностью конгенитально сросшихся плодолистиках существовать не должно, по крайней мере, у части однодольных (Remizowa et al., 2010). Септальные нектарники однодольных можно разделить на два типа – расположенные под гнёздами завязи инфралокулярные нектарники и расположенные между гнёздами завязи интерлокулярные нектарники. В случае инфралокулярных нектарников, которые развиваются на боковых поверхностях свободных ножек плодолистиков (например, у *Tofieldia* или *Borya*), необходимо, чтобы плодолистики закладывались свободными. Но в случае интерлокулярных нектарников такой необходимости, в принципе, нет, и можно было бы представить образование гинецея с такими нектарниками вообще без постгенитальных срастаний между плодолистиками. Однако постгенитальные срастания между плодолистиками в таких гинецеях всё же имеют место. Возможное объяснение этому факту состоит в том, что гинецей с септальными нектарниками и постгенитально сросшимися плодолистиками в ходе эволюции возник лишь однажды, и корреляция между наличием септальных нектарников и постгенитальным срастанием плодолистиков у современных однодольных унаследована ими от общего предка (Remizowa et al., 2010). Эта гипотеза предполагает множественные и независимые потери септальных нектарников в разных группах однодольных.

Интересно, что использование деревьев с топологией #3 позволяет в зависимости от изменения кодирования признаков у некоторых критических таксонов и способа оптимизации получить различные сценарии эволюции септальных нектарников. Один из таких критических таксонов – род *Aponogeton* (единственный род Aponogetonaceae), о структуре гинецея которого в литературе имеются разногласия. Согласно Igersheim et al. (2001), плодолистики у большинства *Aponogeton* почти полностью свободны и лишены нектарников, но у одного или двух видов слабо дифференцированные септальные нектарники всё же имеются (см. также Daumann, 1970; Takhtajan, 2009). Исходно мы кодировали гинецей Aponogetonaceae как не имеющий септальных нектарников и получали реконструкцию с многократным возникновением септальных нектарников у однодольных (рис. 3, левое дерево). Однако при кодировании гинецея Aponogetonaceae как имеющего этот тип нектарников ги-

потеза об их однократном возникновении становится столь же экономной, как и гипотеза о многократном формировании септальных нектарников (рис. 3, правое дерево). При использовании оптимизации ACCTRAN будет выбран первый вариант, а при использовании оптимизации DELTRAN – второй.

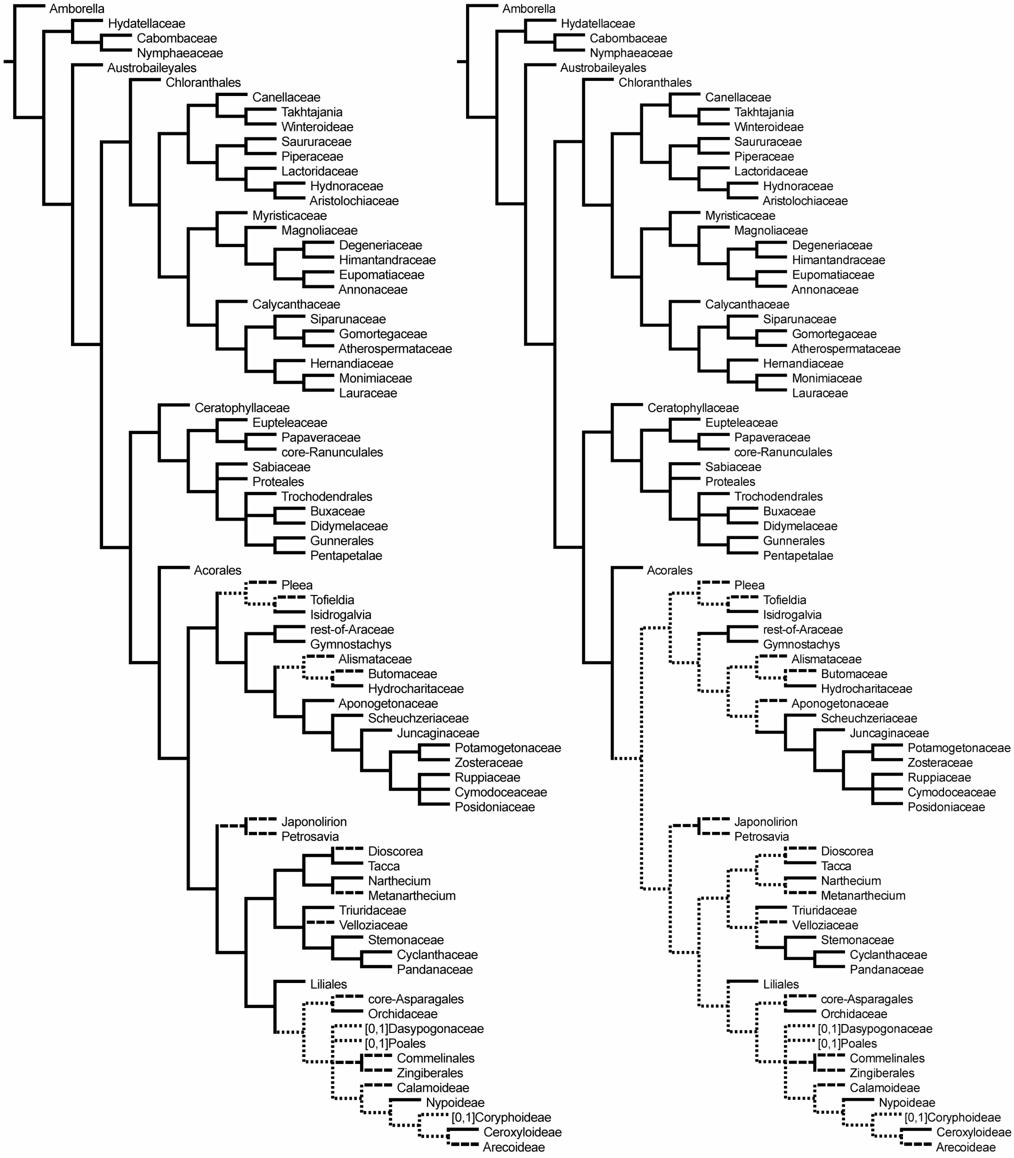



**Рис. 3.** Максимально экономные реконструкции эволюции признака «наличие септальных нектарников», полученные на деревьях с топологией #3

Сплошной линией показано отсутствие септальных нектарников, прерывистой линией из длинных штрихов – наличие септальных нектарников, прерывистой линией из квадратных точек – неопределенность. На дереве слева кодирование признаков такое же, как в работе Remizowa et al. (2010). На дереве справа принято, что гинецей Aponogetonaceae имеет септальные нектарники

На максимально экономные реконструкции эволюции септальных нектарников оказывает влияние и различие существующих топологий молекулярно-филогенетических деревьев для семейства Nartheciaceae (Dioscoreales). Согласно Merckx et al. (2008), в пределах Nartheciaceae выявляются две сестринские клады – (1) *Lophiola, Nietneria, Narthecium* и (2) *Aletris*, *Metanarthecium*. У представителей клады (1) септальные нектарники отсутствуют, в то время как у представителей клады (2) они хорошо развиты (см. также: Ремизова, 2008; Remizowa et al., 2008). С другой стороны, согласно Fuse et al. (2011), *Metanarthecium* является сестринской группой по отношению к остальным Nartheciaceae. Если в используемые нами деревья добавить *Aletris*, то при ACCTRAN оптимизации реконструкции показывают, что гинецей с септальными нектарниками является исходным для однодольных (исключая *Acorus*).

## Эволюция апокарпии у высших двудольных (eudicots sensu APG)

Несмотря на то, что детальный анализ эволюции гинецея у высших двудольных выходит за рамки данной статьи, будет полезно представить общий обзор на эту тему, так как высшие двудольные и однодольные представляют собой две самые крупные и, возможно, эволюционно близкие клады покрытосеменных растений. Для представителей порядка Ranunculales – одного из базальных порядков высших двудольных – максимально экономные реконструкции морфологической эволюции признаков гинецея дают противоречивые результаты. Так, неясно, является ли апокарпный гинецей без постгенитального срастания плодолистиков плезиоморфией этой группы или представляет собой реверсию. Другими словами, неясно, первична или вторична апокарпия в пределах Ranunculales. С другой стороны, те же максимально экономные реконструкции не заставляют усомниться в том, что случаи апокарпии в пределах Pentapetalae представляют собой реверсии. Даже если считать, что предки всех Pentapetalae имели апокарпный гинецей без постгенитального срастания плодолистиков, то результат остаётся тем же. Важно отметить, что для получения вывода о синкарпии как о предковом состоянии для Pentapetalae уже достаточно того, что все представители семейств Sabiaceae, Trochodendraceae, Gunneraceae, Myrothamnaceae и Buxaceae обладают гинецеем с конгенитально сросшимися плодолистиками. Этот результат не зависит от положения на филогенетическом дереве порядка Proteales, представители которого имеют апокарпный гинецей.

В целом наличие бедных видами град в основании древа покрытосеменных и в основании линии высших двудольных способствует получению непротиворечивых максимально экономных реконструкций эволюции структурных признаков, в том числе – признаков гинецея. Это происходит из-за того, что таксономически бедные клады часто оказываются мономорфными по данному признаку и поэтому возникает меньше возможностей для существования нескольких в равной мере экономных сценариев эволюции. Однако насколько мы уверены в том, что получаемые нами непротиворечивые реконструкции отражают истинные направления морфологической эволюции гинецея (и других признаков)? Не может ли обманчивая простота картины быть артефактом, связанным с неслучайным характером вымирания таксонов или эффекта бутылочного горлышка?

При кодировании признаков для получения максимально экономной реконструкции мы не учитывали степень срастания плодолистиков друг с другом. У представителей базальных линий высших двудольных со сросшимися плодолистиками конгени-

тальное срастание наблюдается только в основании гинецея и зачастую на очень небольшом протяжении (Endress, 2010). Таким образом, было бы правильно уточнить, что у предков Pentapetalae гинецей, по-видимому, был скорее частично (проксимально) синкарпный, а не полностью синкарпный, как это можно было бы предположить, основываясь только на наших максимально экономных реконструкциях.

Endress et al. (1983) перечислили 20 семейств высших двудольных, в каждом из которых есть хотя бы один род, представители которого имеют апокарпный или почти апокарпный гинецей. Если принять вывод о первичности синкарпии у высших двудольных, то для каждого из этих семейств справедливо утверждение о вторичности апокарпии у тех родов, где плодолистики не срослись конгенитально. К этому списку можно добавить семейство Leguminosae, большинство представителей которого имеют мономерный апокарпный гинецей, но есть и представители с несколькими свободными плодолистиками. Все эти семейства рассредоточены по филогенетическому древу, что заставляет признать очень большое число реверсий к апокарпии в эволюции гинецея высших двудольных.

По крайней мере для двух семейств (Dilleniaceae и Rosaceae), в которых отмечены представители с апокарпным гинецеем, проведён детальный молекулярно-филогенетический анализ (Potter et al., 2007; Horn, 2009). Максимально экономные реконструкции эволюции гинецея, сделанные на основе полученных в этих работах деревьев, показывают множественные случаи возникновения синкарпного гинецея из апокарпного. Но если принимать во внимание общий вывод о первичности синкарпии у высших двудольных, то в случае этих двух семейств необходимо признать возникновение вторичной синкарпии из вторичной же апокарпии. Помимо этого, в одной из клад розоцветных, представители которой по большей части обладают синкарпным гинецеем, приходится признать ещё один факт перехода к апокарпии (что уже будет третьим циклом возврата к апокарпии!). Очевидно, что принимая этот сценарий, достаточно трудно объяснить биологический смысл (адаптивное значение) подобных преобразований гинецея, как, впрочем, и всех других (псевдо)циклических преобразований в биологической эволюции (Кузнецова, 1986).

В статье Armbruster et al. (2002) приведена максимально экономная реконструкция эволюции признаков гинецея у покрытосеменных в целом, при этом особое внимание уделено представителям магнолиид и розид. Авторы полагают, что полученные ими результаты свидетельствуют в пользу первичности апокарпии и множественного независимого приобретения синкарпии в разных группах покрытосеменных. При этом примеры возврата к апокарпии не очень многочисленны. Данная работа, как бы ни были привлекательны сделанные в ней выводы, не лишена некоторых методологических недостатков, устранение которых могло бы существенно повлиять на результат исследования.

Так, основываясь на наличии и типе компитума, авторы выделяют несколько типов синкарпии. Для кодирования каждого типа синкарпии было введено собственное состояние признака, в то время как апокарпия выступала в качестве еще одного состояния того же признака. В общей сложности число значений признака может достигать восьми, причём анализируются они как неупорядоченные, что означает независимый и равновозможный переход между любыми состояниями признака. Например, принято, что представители базальных клад высших двудольных (Buxaceae, Sabiaceae, Trochodendaceae) различаются типом синкарпии, поэтому кодиро-

вание признака для этих семейств не совпадает (один и тот же признак закодирован тремя способами для каждого из трёх семейств). Такое кодирование позволяет получить максимально экономную реконструкцию, согласно которой предок всех Pentapetalae имел апокарпный гинецей из полностью свободных плодолистиков. Более того, авторы рассматривают гинецей *Gunnera* как «функционально монокарпеллятный», что, конечно, корректно в биологическом смысле. Тем не менее, несмотря на особенности функционирования, морфологически гинецей *Gunnera* всё же состоит из двух плодолистиков и является псевдомономерным (Endress, Igersheim, 1999; Endress, 2010). Введение «функциональных» состояний, помимо путаницы в терминологии, делает затруднительным и проведение гомологий между разными типами гинецея. Помимо этого, в анализ не был включен род *Myrothamnus*, представители которого имеют синкарпный гинецей.

Подобного рода критика может быть выдвинута и против реконструкции эволюции гинецея у представителей клады, включающей растения с симбиотической азотфиксацией (Nitrogen-Fixing Clade), в которой, согласно выводам Armbruster et al. (2002), апокарпия также является первичной. Именно эта клада включает наиболее «болезненные» для нас случаи возможной вторичной апокарпии – розоцветные и бобовые. Для нас как ботаников традиционного воспитания было бы очень приятно получить доказательства первичности апокарпии у этих двух семейств. Однако нельзя не признать, что доказательства из работы Armbruster et al. (2002) основаны на неудачном использовании кладистических методик и не могут быть признаны убедительными.

Так как высшие двудольные и однодольные, возможно, связаны близким родством (например, APG III, 2009), важно сравнить структуру синкарпного гинецея у представителей базальных линий этих двух групп покрытосеменных. Как и у базальных представителей высших двудольных, у базальных однодольных наличие внутреннего компитума не является постоянным признаком (Buzgo, Endress, 2000; Igersheim et al., 2001; Remizowa et al., 2006, 2008; Ремизова, 2008, 2011). У большинства однодольных формируется гинецей, в котором срастание плодолистиков происходит как конгенитально, так и постгенитально. Среди базальных высших двудольных гинецей такого типа отмечен у представителей рода *Sabia* (Sabiaceae) (Endress, Igersheim, 1999). У Trochodendraceae и некоторых Buxaceae на плодолистиках развиваются нектарники, как это происходит у однодольных, но в отличие от однодольных эти нектарники не являются септальными (Smets, 1988; Endress, 2010).

## Влияние топологии филогенетических деревьев на реконструкции эволюции гинецея

Наше исследование подтверждает сделанные ранее (Remizowa et al., 2010) выводы о высокой чувствительности максимально экономных реконструкций эволюции структуры гинецея у однодольных к незначительным изменениям в топологии филогенетических деревьев, на основе которых строятся эти реконструкции, а также к изменению способа кодирования признаков или к изменению самого кодирования даже у одного из таксонов, взятых для анализа. Особенно эта чувствительность проявляется при проверке гипотез о том, что синкарпия с конгенитальным срастанием плодолистиков является синапоморфией однодольных в целом и что наличие септальных нектарников является синапоморфией для всех однодольных кроме *Acorus*.

Что касается изменения топологии филогенетических деревьев, то наибольший эффект на получаемые реконструкции оказывает изменение относительного положения семейств внутри порядка Alismatales. Это не удивительно, учитывая, например, разницу в строении гинецея у Tofieldiaceae и Araceae. Важно отметить, что на молекулярно-филогенетических деревьях базальное положение Tofieldiaceae в пределах Alismatales слабо поддержано (Iles et al., in press), а длина ветви, идущей ко всем Alismatales за исключением Tofieldiaceae, очень короткая. Но даже если рассматривать взаимоотношения клад при основании древа Alismatales как трихотомию (Araceae, Tofieldiaceae, Helobiae), то результат картирования признаков почти не изменяется по сравнению со случаем, когда в основании древа Alismatales находятся Tofieldiaceae.

Вообще проблема стабильности топологии молекулярно-филогенетических деревьев, на основе которых делаются морфологические построения, важна не только для данной работы. Тот факт, что изменение положения некоторых таксонов на молекулярно-филогенетических деревьях оказывает большое влияние на понимание эволюции структурных признаков, делает необходимым дальнейшие исследования в области филогении растений. С другой стороны, молекулярная филогенетика, возможно, уже приблизилась к рубежу, за которым дальнейшее использование этого метода не даст существенно новых результатов, по крайней мере, в макрофилогенетике покрытосеменных (Соколов, Тимонин, 2007). Вполне вероятно, что для некоторых базальных и таксономически изолированных групп покрытосеменных (например, для *Ceratophyllum*) так и не удастся найти постоянного места на филогенетическом древе, даже вовлекая в анализ всё большее число генов (см. также Goremykin et al., 2009). Некоторые исследования, основанные на анализе небольшого числа генов, указывают на сестринские отношения между *Ceratophyllum* и однодольными (Qiu et al., 2000; Zanis et al., 2002; см., однако: Qiu et al., 2005), и с точки зрения некоторых морфологов такое положение *Ceratophyllum* более предпочтительно (Iwamoto, Izumidate, 2010).

Среди проблемных таксонов можно упомянуть и *Chloranthus*, положение которого на молекулярно-филогенетических деревьях, построенных на основе анализа полных пластидных геномов, зависит даже не от набора генов, взятых для анализа, а от способа обработки данных при построении дерева (Logacheva et al., 2008). Интересно, что привлечение морфологических данных к кладистическому анализу (как и некоторые молекулярно-филогенетические исследования) указывает на возможность сестринских отношений между двумя самыми «проблемными» группами базальных покрытосеменных – Chloranthaceae и *Ceratophyllum* (Endress, Doyle, 2009; Doyle, Endress, 2011). Примечательно, что взяв для построения филогении максимально возможный набор генов (83), взаимоотношения Sabiaceae и Proteales (двух базальных клад высших двудольных, различающихся по строению гинецея) не удалось до конца прояснить (Moore et al., 2010; Soltis et al., 2010). В последнем случае ситуацию ещё можно улучшить, увеличив набор таксонов для анализа, так как не для всех представителей базальных высших двудольных известны полные пластидные геномы. Но всё равно, учитывая все отягчающие обстоятельства, следует с сожалением отметить, что даже если наши знания о филогении достигнут более высокого уровня, максимально экономные реконструкции эволюции структурных признаков вряд ли станут более определёнными, и ряд вопросов останутся нерешён-

ными. Как справедливо отмечает Endress (2002), процедуры реконструкции морфологической эволюции признаков, заложенные в существующих компьютерных программах, позволяют получить лишь основу для дальнейших размышлений, а собственно конечные интерпретации и гипотезы о направлениях эволюции признаков должны быть сделаны с учётом биологических особенностей растений.

**Функциональное значение эволюционных преобразований гинецея**

Необходимость учитывать функциональное и адаптивное значение эволюционных трансформаций трудно переоценить. К сожалению, наши знания о функциональной нагрузке структур у растений и её изменении при смене морфологии явно ниже наших знаний о функциональных особенностях органов животных. Это объясняется тем, что животные нам гораздо ближе и понятнее, и тем, что степень синорганизации у животных гораздо выше, чем у растений. Синкарпия у растений – один из немногих примеров явления, биологическое значение которого более или менее хорошо изучено (Endress, 1982, 2011; Endress et al., 1983; Armbruster et al., 2002). Формирование компитума как области, где происходит перераспределение между плодолистиками пыльцевых трубок, проросших на разных рыльцах, – одно из адаптивных преимуществ, которые даёт синкарпный гинецей. У тех таксонов, где нет конгенитального срастания плодолистиков, может формироваться как внешний компитум, структурно не связанный с плодолистиками, так и внутренний компитум, образующийся в дистальной части гинецея при постгенитальном срастании плодолистиков. В этой связи особенно остро встает вопрос об адаптивном и функциональном значении апокарпного гинецея (в котором в явном виде отсутствуют как внешний компитум, так и постгенитальное срастание между плодолистиками) в тех группах, где мы предполагаем наличие вторичной апокарпии. Подходы к решению этого вопроса можно наметить на примере пальм. У большинства пальм вне зависимости от наличия срастания между плодолистиками и от наличия компитума только одна семяпочка на весь цветок развивается в семя. Таким образом, в этой группе растений наличие компитума не создаёт дополнительного адаптивного преимущества.

Рост пыльцевых трубок через цветоложе, которое ведёт себя как компитум, был обнаружен у некоторых представителей семейств Alismataceae и Triuridaceae с морфологически апокарпным (без постгенитального срастания между плодолистиками) гинецеем (Márquez-Guzmán et al., 1993; Wang et al., 2002, 2006). К этим растениям относится *Lacandonia* (Triuridaceae), цветки которой обоеполые и клейстогамные. При этом было бы важно выяснить, как происходит рост пыльцевых трубок у двудомных представителей Triuridaceae (см. также: Endress, 2011).

Среди высших двудольных наиболее крупными семействами, бóльшая часть представителей которых имеют апокарпный гинецей, являются Rosaceae и Leguminosae. У бобовых обычно развит только один плодолистик, что в функциональном смысле равнозначно наличию синкарпного гинецея с внутренним компитумом (Endress, 1982). Труднее подобрать какие-либо адаптивные «оправдания» апокарпии у розоцветных. Некоторые их представители, например *Fragaria* и *Potentilla*, обладают полимерным апокарпным гинецеем, состоящим из свободных плодолистиков, каждый из которых несёт единственную семяпочку. Внешне гинецей этих растений напоминает гинецей некоторых представителей Alismataceae и Triuridaceae. Это сходство усиливается ещё и наличием у плодолистиков гинобазического стилодия,

хотя формирование гинобазического стилодия может быть следствием морфогенетической корреляции с наличием единственной семяпочки, а не с особенностями функционирования (Endress, Matthews, 2006). Было бы интересно проверить, не встречается ли у розоцветных рост пыльцевых трубок через цветоложе[2]. Наличие апокарпии у Rosaceae может быть объяснено и широким распространением апомиксиса. У представителей рода *Rosa*, характеризующихся мейозом по типу *Rosa canina*, бóльшая часть генетической информации наследуется от материнского организма, поэтому соревнование пыльцевых трубок здесь менее важно, чем для растений с обычным типом мейоза.

Наличие апокарпного гинецея из нескольких свободных плодолистиков в некоторых кладах покрытосеменных (например, у Rosaceae и Triuridaceae) можно было бы объяснить вторичной полимеризацией мономерного или псевдомономерного гинецея. Во втором случае, согласно этой гипотезе, структуры, которые кажутся отдельными плодолистиками полимерного гинецея, происходят от сильно редуцированных отдельных гинецеев и, таким образом, каждый цветок содержит несколько гинецеев, а не один, как обычно принято считать. Такой сценарий был предложен для представителей семейства Triuridaceae, так как цветки триурисовых часто рассматривают как псевдантии (Rudall et al., 2005; Rudall, Bateman, 2006), но для розоцветных он едва ли справедлив. Склонность к образованию псевдомономерного гинецея широко распространена у представителей порядка Rosales, но не в семействе Rosaceae (см. Eckardt, 1937). У розоцветных структура плодолистиков, несущих несколько семяпочек, вполне обычна, и доказать их происхождение от псевдомономерного гинецея, по-видимому, невозможно. Было сделано предположение (Шамров, Яндовка, 2008), что гинецей *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) следует считать псевдомономерным. Однако те же данные можно трактовать как результат неполной фасциации, что часто встречается у культурных растений. Кроме того, *Cerasus* не занимает базального положения на молекулярно-филогенетическом древе Rosaceae (Potter et al., 2007) и поэтому даже если псевдомономерия гинецея в этом роде и была бы доказана, это не позволило бы считать псевдомономерию исходной для розоцветных в целом.

## Эволюционные взаимоотношения процессов конгенитального и постгенитального срастаний

Помимо вопроса об эволюционных преобразованиях между апокарпными и синкарпными гинецеями, большой интерес представляет проблема взаимных эволюционных переходов между разными типами срастания – конгенитальным и постгенитальным. На первый взгляд, – из общих соображений – наиболее логичным выглядит предположение, что постгенитальное срастание в ходе эволюции предшествовало конгенитальному. Как отмечают С.А. Волгин и В.Н. Тихомиров (1980, с. 70), «…можно предположить, что по крайней мере в ряде случаев синкарпия воз-

[2] Когда наша статья уже была подготовлена к публикации, появилась работа Wang et al. (2011), в которой проверена возможность существования внепестичного роста пыльцевых трубок у различных покрытосеменных растений с апокарпным гинецеем. Авторы убедительно показывают, что это явление распространено гораздо шире, чем предполагали ранее. Однако ни у одного из двух изученных ими розоцветных (*Duchesnea indica*, *Rosa multiflora*) рост пыльцевых трубок через ткани цветоложа не обнаружен.

никает первоначально за счёт постгенитальных слияний, которые позднее заменяются конгенитальными. Действительно, образование структуры из постгенитально сросшихся элементов требует менее глубокого изменения регуляторного аппарата, хотя впоследствии постгенитальное срастание может быть заменено на более целесообразное онтогенетически конгенитальное. Вместе с тем, однако, нельзя категорически утверждать, что в эволюции не может сразу же осуществиться более совершенный способ онтогенеза». Те же аргументы использовались для обоснования гипотезы о большей примитивности кондупликатных плодолистиков (т.е. с постгенитальным замыканием брюшного шва) по сравнению с асцидиатными (Имс, 1964; Тахтаджян, 1964; Волгин, Тихомиров, 1980). Вероятно, эти же соображения учёл van Heel (1988), когда предположил, что эволюция гинецеев с септальными нектарниками шла в направлении частичной замены постгенитальных срастаний между плодолистиками на конгенитальные (хотя он и не употребляет термина «конгенитальное срастание»). Логично предположить, что в ходе эволюции постгенитальное срастание может быть утрачено с заменой его на конгенитальное срастание или с возвратом к апокарпии. В то же время переход от конгенитального срастания к постгенитальному из общих соображений менее вероятен, так как при переходе к конгенитальному срастанию структуры «теряют индивидуальность» и переход в обратное состояние требует значительной перестройки всего морфогенеза.

С большим сожалением следует отметить, что изложенная выше внутренне логичная система рассуждений плохо согласуется с современными (молекулярными) данными по филогении покрытосеменных (Соколов и др., 2006). Сама способность к постгенитальным срастаниям органов, вероятно, является ключевым приобретением цветковых растений и первоначально реализовывалась лишь при замыкании брюшного шва плодолистика, но у представителей наиболее базальных линий эволюции покрытосеменных плодолистики обычно асцидиатные, не имеющие постгенитально замкнутого брюшного шва (например, Endress, Igersheim, 2000). Это противоречит взгляду о постепенном переходе от постгенитально замкнутого брюшного шва к конгенитально замкнутому. Прямая экстраполяция картирования признаков гинецея на филогенетическом древе однодольных предполагает примитивность конгенитального срастания плодолистиков, так как у *Acorus* – клады, сестринской по отношению ко всем однодольным, – плодолистики по всей их длине срастаются конгенитально (постгенитальные срастания отсутствуют). Эта гипотеза предполагает как многократное возникновение постгенитального срастания плодолистиков, так и многократное исчезновение конгенитального срастания.

Если путём различных манипуляций с кодированием признаков и выбора предпочтительных топологий деревьев мы ещё можем отстаивать взгляд о примитивности у однодольных постгенитальных срастаний (см. выше), то применительно к высшим двудольным возможности таких манипуляций, на наш взгляд, крайне ограничены. Так, молекулярные (как, впрочем, и традиционные) данные о филогении высших двудольных говорят о гораздо большей экономности сценария, согласно которому в порядке Gentianales постгенитальное срастание между плодолистиками (и тем более – отсутствие такового срастания в области завязи) вторично по отношению к конгенитальному.

Наконец, тезис о том, что образование структуры из постгенитально сросшихся элементов требует менее глубокого изменения регуляторного аппарата, заслуживает

дальнейшего обсуждения. Постгенитальное срастание – крайне сложный морфогенетический процесс, предполагающий исключительно быструю дедифференцировку клеток, в ряде случаев сопровождающуюся образованием новых плазмодесм (Verbeke, 1992). В этом процессе должно участвовать большое число регуляторных механизмов, по-видимому, впервые сформировавшихся у покрытосеменных растений. Вместе с тем конгенитальное срастание не требует принципиально новых дополнительных регуляторных механизмов.

Так как данные молекулярной филогенетики заставляют предположить многократное возникновение уникальной для покрытосеменных способности к постгенитальным срастаниям, то представляет интерес детальное изучение молекулярных механизмов, регулирующих постгенитальное срастание, у представителей разных линий эволюции цветковых растений. Если эти механизмы окажутся универсальными, а не специфическими для отдельных клад, то это может заставить пересмотреть отношение к выводам, основанным на простом картировании признаков на молекулярно-филогенетическом древе.


## Благодарности

Мы благодарны Sean Graham и Will Iles за возможность познакомиться с содержанием их находящейся в печати статьи по молекулярной филогенетике однодольных. Также мы благодарим Peter Endress за ценные замечания и обсуждение основных положений нашей работы. Работа была поддержана грантом РФФИ (№ 09-04-01155) и Федеральной Целевой Программой «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» (НК-541П/П314 от 07.05.2010). Эта статья является расширенной версией статьи, подготовленной для сборника Early Events in Monocot Evolution.


## Список литературы


*Волгин С.А.* 1986. Морфология и васкулярная анатомия цветка *Trichostigma peruviana* (Moq.) H. Walt. (Phytolaccaceae) // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 91. С. 96–101.

*Волгин С.А., Тихомиров В.Н.* 1980. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 85. № 6. С. 63–74.

*Геворкян М.М.* 2010. Формирование гинецея у представителей семейства Apocynaceae. – Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – СПб. 20 с.

*Имс А.* 1964. Морфология цветковых растений. – М.: Мир. 497 с.

*Красилов В.А.* 1989. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. – М.: Наука. 263 с.

*Кузнецова Т.В.* 1986. О явлении псевдоциклического сходства у высших растений // Журн. общей биол. Т. 47. № 2. С. 218–233.

*Ремизова М.В.* 2008. Строение, развитие и эволюция цветка у некоторых примитивных однодольных. – Дисс… канд. биол. наук. – М. 465 с.

*Ремизова М.В.* 2011. Структура цветка у *Japonolirion* и *Petrosavia* (Petrosaviales) // Бот. журн. Т. 96. № 2. С. 199–215.

*Соколов Д.Д., Ремизова М.В., Тимонин А.К., Оскольский А.А.* 2006. Срастания органов в цветках покрытосеменных растений: типология, таксономическое и филогенетиче-

ское значение // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы. Материалы международной научной конференции, посвящённой 200-летию Казанской ботанической школы (23–27 января 2006 г.). Часть 1. – Казань. С. 99–101.

*Соколов Д.Д., Тимонин А.К.* 2007. Морфологические и молекулярно-генетические данные о происхождении цветка: на пути к синтезу // Журн. общей биол. Т. 68. № 2. С. 83–97.

*Тахтаджян А.Л.* 1964. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. – М.; Л.: Наука. 236 с.

*Тахтаджян А.Л.* 1966. Система и филогения цветковых растений. – М.; Л.: Наука. 611 с.

*Тахтаджян А.Л.* 1980. Degeneriaceae // Жизнь растений. Т. 5(1). – М.: Просвещение. С. 121–125.

*Тахтаджян А.Л.* 1987. Система магнолиофитов. – Л.: Наука. 438 с.

*Тимонин А.К.* 2001. Динамическая морфология Р. Саттлера // Гомологии в Ботанике: опыт и рефлексия. Труды 9 Школы по теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений». – СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых. С. 57–64.

*Шамров И.И., Геворкян М.М.* 2010. Структурная организация гинецея в семействе Apocynaceae // Бот. журн. Т. 95. № 2. С. 154–168.

*Шамров И.И., Яндовка Л.Ф.* 2008. Развитие и строение гинецея и семязачатка у *Cerasus vulgaris* (Rosaceae) // Бот. журн. Т. 93. № 6. С. 902–914.

*Angiosperm Phylogeny Group* (APG III). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. 2009. // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 161. P. 105–121.

*Armbruster W.S., Debevec E.M., Willson M.F.* 2002. Evolution of syncarpy in angiosperms: theoretical and phylogenetic analyses of the effects of carpel fusion on offspring quantity and quality // J. Evol. Biol. Vol. 15. P. 657–672.

*Azuma H., Tobe H.* 2011. Molecular phylogenetic analyses of Tofieldiaceae (Alismatales): family circumscription and intergeneric relationships // J. Plant Res. Vol. 124. P. 349–357.

*Bessey C.E.* 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol. 2. P. 109–164.

*Buzgo M.* 2001. Flower structure and development of Araceae compared with alismatids and Acoraceae // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 136. P. 393–425.

*Buzgo M., Endress P.K.* 2000. Floral structure and development of Acoraceae and its systematic relationships with basal angiosperms // Int. J. Plant Sci. Vol. 161. P. 23–41.

*Cantino P.D., Doyle J.A., Graham S.W., Judd W.S., Olmstead R.G., Soltis D.E., Soltis P.S., Donoghue M.J.* 2007. Towards a phylogenetic nomenclature of Tracheophyta // Taxon. Vol. 56. P. 822–846.

*Chase M.W.* 2004. Monocot relationships: an overview // Amer. J. Bot. Vol. 91. P. 1645–1655.

*Chase M.W., Fay M.F., Devey D.S., Maurin O., Rønsted N., Davies J., Pillon Y., Petersen G., Seberg O., Tamura M.N., Asmussen C.B., Hilu K., Borsch T., Davis J.I., Stevenson D.W., Pires J.C., Givnish T.J., Sytsma K.J., McPherson M.M., Graham S.W., Rai H.S.* 2006. Multigene analyses of monocot relationships: a summary // Aliso. Vol. 22. P. 63–75.

*Chen J.M., Chen D., Gituru W.R., Wang Q.F., Guo Y.H.* 2004. Evolution of apocarpy in Alismatidae using phylogenetic evidence from chloroplast *rbc*L gene sequence data // Bot. Bull. Acad. Sin. Vol. 45. P. 33–40.

*Couvreur T.L.P., Richardson J.E., Sosef M.S.M., Erkens R.H.J., Chatrou L.W.* 2008. Evolution of syncarpy and other morphological characters in African Annonaceae: a posterior mapping approach // Mol. Phylog. Evol. Vol. 47. P. 302–318.

*Cronquist A.* 1981. An integrated system of classification of flowering plants. – New York: Columbia University Press. 1262 p.

*Cronquist A.* 1988. The evolution and classification of flowering plants. Ed. 2. – Bronx: New York Botanic Garden. 555 p.

*Dahlgren R., Clifford H.T., Yeo P.E.* 1985. The families of the monocotyledones. – Berlin: Springer. 520 p.

*Daumann E.* 1970. Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung // Feddes Repert. Bd. 80. S. 463–590.

*Davis J.I., Stevenson D.W., Petersen G., Seberg O., Campbell L.M., Freudenstein J.V., Goldman D.H., Hardy C.R., Michelangeli F.A., Simmons M.P., Specht C.D., Vergara-Silva F., Gandolfo M.* 2004. A phylogeny of the monocots, as inferred from *rbc*L and *atp*A sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values // Syst. Bot. Vol. 29. P. 467–510.

*Doust A.N., Drinnan A.N.* 2004. Floral development and molecular phylogeny support the generic status of *Tasmannia* (Winteraceae) // Amer. J. Bot. Vol. 91. P. 321–331.

*Doyle J.A.* 2008. Integrating molecular phylogenetic and paleobotanical evidence on origin of the flower // Int. J. Plant Sci. Vol. 169. P. 816–843.

*Doyle J.A., Endress P.K.* 2000. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: comparison and combination with molecular data // Int. J. Plant Sci. Vol. 161 (Suppl.). P. S121–S153.

*Doyle J.A., Endress P.K.* 2011. Tracing the early evolutionary diversification of the angiosperm flower // Flowers on the tree of life / Eds. L. Wanntorp, L. Ronse De Craene. – Cambridge: Cambridge University Press. P. 88–119.

*Eckardt T.* 1937. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums // Nova Acta Leopoldina. Vol. 5. S. 1–112.

*Endress P.K.* 1982. Syncarpy and alternative modes of escaping disadvantages of apocarpy in primitive angiosperms // Taxon. Vol. 31. P. 48–52.

*Endress P.K.* 1995. Major evolutionary traits of monocot flowers // Monocotyledons: systematics and evolution / Eds. P.J. Rudall, P.J. Cribb, D.F. Cutler, C.J. Humphries. – Kew: Royal Botanic Gardens. P. 43–79.

*Endress P.K.* 1997. Evolutionary biology of flowers: prospects for the next century // Evolution and diversification of land plants / Eds. K. Iwatsuki, P.H. Raven. – Tokyo: Springer. P. 99–119.

*Endress P.K.* 2001a. Origins of flower morphology // J. Exp. Zool. Vol. 291 B. P. 105–115.

*Endress P.K.* 2001b. The flowers in extant basal angiosperms and inferences on ancestral flowers // Int. J. Plant Sci. Vol. 162. P. 1111–1140.

*Endress P.K.* 2002. Morphology and angiosperm systematics in the molecular era // Bot. Rev. Vol. 68. P. 545–570.

*Endress P.K.* 2010. Flower structure and trends of evolution in eudicots and their major subclades // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol. 97. P. 541–583.

*Endress P.K.* 2011. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms // Amer. J. Bot. Vol. 98. P. 370–396.

*Endress P.K., Doyle J.A.* 2009. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations // Amer. J. Bot. Vol. 96. P. 22–66.

*Endress P.K., Igersheim A.* 1997. Gynoecium diversity and systematics of the Laurales // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 125. P. 93–168.

*Endress P.K., Igersheim A.* 1999. Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 130. P. 305–393.

*Endress P.K., Igersheim A.* 2000. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms // Int. J. Plant Sci. Vol. 161 (Suppl.). P. S211–S223.

*Endress P.K., Igersheim A., Sampson F.B., Schatz G.E.* 2000. Floral structure of *Takhtajania* and its systematic position in Winteraceae // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol. 87. P. 347–365.

*Endress P.K., Jenny M., Fallen M.E.* 1983. Convergent elaboration of apocarpous gynoecia in higher advanced dicotyledons // Nord. J. Bot. Vol. 3 P. 293–300.

*Endress P.K., Matthews M.L.* 2006. First steps towards a floral structural characterization of the major rosid subclades // Plant Syst. Evol. Vol. 260. P. 223–251.

*Engler A.* 1904. Syllabus der Pflanzenfamilien. 4 Aufl. – Berlin: Borntraeger. 237 S.

*Frohlich M.W.* 2003. An evolutionary scenario for the origin of flowers // Nat. Rev. Genet. Vol. 4. P. 559–566.

*Frohlich M.W., Chase M.W.* 2007. After a dozen years of progress the origin of angiosperms is still a great mystery // Nature. Vol. 450. P. 1184–1189.

*Fuse S., Lee N.S., Tamura M.N.* 2011. Phylogenetic relationships, character evolution and taxonomic reexamination of Nartheciaceae (Dioscoreales) // International Botanical Congress 2011, Abstract Book. – Melbourne. P. 669–670.

*Givnish T.J., Pires J.C., Graham S.W., McPherson M.A., Prince L.M., Patterson T.B., Rai H.S., Roalson E.H., Evans T.M., Hahn H.J., Millam K.C., Meerow A.W., Molvray M., Kores P.J., O'Brien H.E., Hall J.C., Kress W.J., Sytsma K.J.* 2006. Phylogeny of the monocots based on *ndh*F: evidence for widespread concerted convergence // Aliso. Vol. 22. P. 28–51.

*Goremykin V.V., Viola R., Hellwig F.H.* 2009. Removal of noisy characters from chloroplast genome-scale data suggests revision of phylogenetic placement of *Amborella* and *Ceratophyllum* // J. Mol. Evol. Vol. 68. P. 197–204.

*Graham S.W., Zgurski J.M., McPherson M.A., Cherniawsky D.M., Saarela J.M., Horne E.F.C., Smith S.Y., Wong W.A., O'Brien H.E., Biron V.L., Pires J.C., Olmstead R.G., Chase M.W., Rai H.S.* 2006. Robust inference of monocot deep phylogeny using an expanded multigene plastid data set // Aliso. Vol. 22. P. 3–21.

*Hartl D., Severin I.* 1981. Verwachsungen in Umfeld des Griffels bei *Allium*, *Cyanastrum* und *Heliconia* und den Monocotylen allgemein // Beitr. Biol. Pfl. Bd. 55. S. 235–260.

*Haston E., Richardson J.E., Stevens P.F., Chase M.W., Harris D.J.* 2007. A linear sequence of Angiosperm Phylogeny Group II families // Taxon. Vol. 56. P. 7–12.

*Horn J.W.* 2009. Phylogenetics of Dilleniaceae using sequence data from four plastid loci (*rbc*L, *inf*A, *rps*4, *rpl*16 Intron) // Int. J. Plant Sci. Vol. 170. P. 794–813.

*Hutchinson J.* 1959. The families of flowering plants. Vol. 1. Dicotyledones. Ed. 2. – Oxford: Clarendon Press. 510 p.

*Igersheim A., Buzgo M., Endress P.K.* 2001. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 136. P. 1–65.

*Igersheim A., Endress P.K.* 1997. Gynoecium diversity and systematics of the Magnoliales and winteroides // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 124. P. 213–271.

*Igersheim A., Endress P.K.* 1998. Gynoecium diversity and systematics of the paleoherbs // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 127. P. 289–370.

*Iles W.J.D., Smith S.Y, Graham S.W.* A well-supported phylogenetic framework for the monocot order Alismatales reveals multiple losses of the plastid NADH dehidrogenase complex and a strong long-branch effect // Early events in monocot evolution / Ed. P. Wilkin. Systematics Association Volume. (in press).

*Iwamoto A., Izumidate R.* 2010. Floral and vegetative development in *Ceratophyllum demersum* (Ceratophyllaceae) // Botany 2010. Scientific Abstracts. – Providence. P. 38.

*Karol K.G., Suh Y., Schatz G.E., Zimmer E.A.* 2000. Molecular evidence for the phylogenetic position of *Takhtajania* in the Winteraceae: inference from nuclear ribosomal and chloroplast gene spacer sequences // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol. 87. P. 414–432.

*Kim S., Soltis D.E., Soltis P.S., Zanis M.J., Suh Y.* 2004. Phylogenetic relationships among early-diverging eudicots based on four genes: were the eudicots ancestrally woody? // Mol. Phylog. Evol. Vol. 31. P. 16–30.

*Leinfellner W.* 1950. Der Bauplan des synkarpen Gynözeums // Österr. Bot. Zeitschr. Bd. 97. S. 403–436.

*Logacheva M.D., Samigullin T.H., Dhingra A., Penin A.A.* 2008. Comparative chloroplast genomics and phylogenetics of *Fagopyrum esculentum* ssp. *ancestrale* – a wild ancestor of cultivated buckwheat // BMC Plant Biology. Vol. 8. P. 59.

*Márquez-Guzmán J., Vázquez-Santana S., Engleman E.M., Martínez-Mena A., Martínez E.* 1993. Pollen development and fertilization in *Lacandonia schismatica* (Lacandoniaceae) // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol. 80. P. 891–897.

*Matthews M.L., Endress P.K.* 2005. Comparative floral structure and systematics in Crossosomatales (Crossosomataceae, Stachyuraceae, Staphyleaceae, Aphloiaceae, Geissolomataceae, Ixerbacaeae, Strasburgeriaceae) // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 147. P. 1–46.

*Merckx V., Schols P., Geuten K., Huysmans S., Smets E.* 2008. Phylogenetic relationships in Nartheciaceae (Dioscoreales), with focus on pollen and orbicule morphology // Belg. J. Bot. Vol. 141. P. 64–77.

*Moore M.J., Soltis P.S., Bell C.D., Burleigh J.G., Soltis D.E.* 2010. Phylogenetic analysis of 83 plastid genes further resolves the early diversification of eudicots // Proc. National Acad. Sci., USA. Vol. 107. P. 4623–4628.

*Nixon K.C.* 2002. Winclada vers. 1.00.08. – Ithaca, New York.

*Potter D., Eriksson T., Evans R.C., Oh S., Smedmark J.E.E., Morgan D.R., Kerr M., Robertson K.R., Arsenault M., Dickinson T.A., Campbell C.S.* 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae // Plant Syst. Evol. Vol. 266. P. 5–43.

*Qiu Y.-L., Dombrovska O., Lee J., Li L., Whitlock B.A., Bernasconi-Quadroni F., Rest J.S., Davis C.C., Borsch T., Hilu K.W., Renner S.S., Soltis D.E., Soltis P.S., Zanis M.J., Cannone J.J., Gutell R.R., Powell M., Savolainen V., Chatrou L.W., Chase M.W.* 2005. Phylogenetic analyses of basal angiosperms based on nine plastid, mitochondrial, and nuclear genes // Int. J. Plant Sci. Vol. 166. P. 815–842.

*Qiu Y.-L., Lee J., Bernasconi-Quadroni F., Soltis D.E., Soltis P.S., Zanis M., Zimmer E.A., Chen Z., Savolainen V., Chase M.W.* 2000. Phylogenetic analyses of basal angiosperms based on five genes from all three genomes // Int. J. Plant Sci. Vol. 161. P. S3–S27.

*Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Kondo K.* 2008. Floral evolution in the monocot family Nartheciaceae (Dioscoreales): evidence from anatomy and development in *Metanarthecium luteo-viride* Maxim. // Bot. J. Linn. Soc. Vol. 158. P. 1–18.

*Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J.* 2006. Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Narthecium* // Plant Syst. Evol. Vol. 258. P. 183–209.

*Remizowa M.V., Sokoloff D.D., Rudall P.J.* 2010. Evolutionary history of the monocot flower // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol. 97. P. 617–645.

*Renner S.S., Strijk J.S., Strasberg D., Thébaud C.* 2010. Biogeography of the Monimiaceae (Laurales): a role for East Gondwana and long-distance dispersal, but not West Gondwana // J. Biogeogr. Vol. 37. P. 1227–1238.

*Rudall P.J.* 2002. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in monocotyledons // Int. J. Plant Sci. Vol. 163. P. 261–276.

*Rudall P.J., Bateman R.M.* 2006. Morphological phylogenetic analysis of Pandanales: testing contrasting hypotheses of floral evolution // Syst. Bot. Vol. 31. P. 223–238.

*Rudall P.J., Cunniff J., Wilkin P., Caddick L.R.* 2005. Evolution of dimery, pentamery and the monocarpellary condition in Stemonaceae (Pandanales) // Taxon. Vol. 54. P. 701–711.

*Rudall P.J., Ryder R.A., Baker W.J.* 2011. Comparative gynoecium structure and multiple origins of apocarpy in coryphoid palms (Arecaceae) // Int. J. Plant Sci. Vol. 172. P. 674–690.

*Sattler R.* 1977. Kronröhrenentstehung bei *Solanum dulcamara* und "kongenitale Verwachsung" // Ber. Deutsch. Bot. Gesellsch. Vol. 90. S. 29–38.

*Sattler R.* 1978. "Fusion" and "continuity" in floral morphology // Not. Roy. Bot. Gard. Edinburgh. Vol. 36. P. 397–405.

*Smets E.* 1988. La présence des "nectaria persistentia" chez les Magnoliophytina (Angiospermes) // Candollea. T. 43. P. 709–716.

*Smets E., Ronse De Craene L.P., Caris P., Rudall P.J.* 2000. Floral nectaries in monocotyledons: distribution and evolution // Monocots: systematics and evolution / Eds. K.L. Wilson, D.A. Morrison. – Melbourne: CSIRO. P. 230–240.

*Sokoloff D.D., Remizowa M.V., Linder H.P., Rudall P.J.* 2009. Morphology and development of the gynoecium in Centrolepidaceae: the most remarkable range of variation in Poales // Amer. J. Bot. Vol. 96. P. 1925–1940.

*Soltis D.E., Moore M.J., Burleigh J.G., Bell C.D., Soltis P.S.* 2010. Assembling the angiosperm tree of life: progress and future prospects // Ann. Missouri Bot. Gard. Vol. 97. P. 514–526.

*Stevens P.F.* 2008. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008 [and more or less continuously updated since]. http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/. St. Louis, 2001 onwards.

*Takhtajan A.* 2009. Flowering plants. Ed. 2. – New York: Springer. 871 p.

*Tamura M.N., Yamashita J., Fuse S., Haraguchi M.* 2004. Molecular phylogeny of monocotyledons inferred from combined analysis of plastid *mat*K and *rbc*L gene sequences // J. Plant Res. Vol. 117. P. 109–120.

*Thorne R.F.* 1958. Some guiding principles of angiosperm phylogeny // Brittonia. Vol. 10. P. 72–77.

*Timonin A.C.* 2002. Sattler's dynamic morphology: an acme or a reverie? // Wulfenia. Vol. 9. P. 9–18.

*Troll W.* 1928. Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums und des coenokarpen Gynaeceums überhaupt // Planta. Bd. 6. S. 255–276.

*Uhl N.W., Moore H.E., Jr.* 1971. The palm gynoecium // Amer. J. Bot. Vol. 58. P. 945–992.

*van Heel W.A.* 1988. On the development of some gynoecia with septal nectaries // Blumea. Vol. 33. P. 477–504.

*Verbeke J.A.* 1992. Fusion events during floral morphogenesis // Annual Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. Vol. 43. P. 583–598.

*Wang X.-F., Tao Y.B., Lu Y.T.* 2002. Pollen tubes enter neighbouring ovules by way of receptacle tissue, resulting in increased fruit-set in *Sagittaria potamogetifolia* Merr. // Ann. Bot. Vol. 89. P. 791–796.

*Wang X.-F., Tan Y.-Y., Chen J.-H., Lu Y.-T.* 2006. Pollen tube reallocation in two preanthesis cleistogamous species, *Ranalisma rostratum* and *Sagittaria guyanensis* ssp. *lappula* (Alismataceae) // Aquatic Bot. Vol. 85. P. 233–240.

*Wettstein R.* 1924. Handbuch der Systematischen Botanik. 3 Aufl. – Leipzig; Wien: F. Deuticke. 994 S.

*Zanis M.J., Soltis D.E., Soltis P.S., Mathews S., Donoghue M.J.* 2002. The root of the angiosperms revisited // Proc. National Acad. Sci., USA. Vol. 99. P. 6848–6853.

# АВТОРЫ СТАТЕЙ

**Алексеев Юрий Евгеньевич,** к.б.н., доцент кафедры геоботаники биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия.

**Барыкина Римма Павловна,** д.б.н., профессор кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия;
e-mail: barykina28@mail.ru.

**Веселова Татьяна Дмитриевна,** к.б.н., научный сотрудник кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия.

**Винтер Анна Николаевна,** к.б.н., доцент кафедры ботаники Мелитопольского государственного педагогического университета им. Б. Хмельницкого, ул. Ленина, д. 20, Мелитополь Запорожской области, 72312, Украина.

**Джалилова Халима Халиловна**, младший научный сторудник кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия.

**Жмылёв Павел Юрьевич,** д.б.н., доцент кафедры геоботаники биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия;
e-mail: zhmylev@gmail.com.

**Зернов Александр Сергеевич,** д.б.н., профессор кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия;
e-mail: a_zernov@rambler.ru.

**Костина Марина Викторовна,** д.б.н., доцент кафедры экологии и биотехнологии Московского государственного гуманитарного университета им. М.А. Шолохова, ул. Ташкентская, 18, к. 4, Москва, Россия;
e-mail: mkostina@list.ru.

**Куликова Галина Георгиевна,** к.б.н., старший научный сотрудник кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия.

**Леднёв Сергей Анатольевич**, аспирант кафедры геоботаники биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия.

**Петрова Светлана Евгеньевна,** к.б.н., младший научный сотрудник кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия;
e-mail: petrovasveta@list.ru.

**Ремизова Маргарита Васильевна,** к.б.н., ассистент кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия;
e-mail: remizowa@yahoo.com.

**(Рудалл Пола Дж.) Rudall Paula J.** Royal Botanic Gardens, Kew, Richmond, Surey. TW9 3AB, United Kingdom;
e-mail: p.rudall@kew.org.

**Сафронова Галина Алексеевна,** аспирант кафедры экологии и биотехнологии Московского государственного гуманитарного университета им. М.А. Шолохова, ул. Ташкентская, 18, к. 4, Москва, Россия;
e-mail: galyasafronova@mail.ru.

**Соколов Дмитрий Дмитриевич,** д.б.н., профессор кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия;
e-mail: sokoloff-V@yandex.ru.

**Тимонин Александр Константинович,** д.б.н., заведующий кафедрой высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия;
e-mail: timonin58@mail.ru.

**Федосов Владимир Эрнстович,** к.б.н., научный сотрудник кафедры геоботаники биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия;
e-mail: fedosov_v@mail.ru.

**Фёдорова Татьяна Анатольевна,** к.б.н., старший преподаватель кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия;
e-mail: torreya@mail.ru.

**Филатова Инна Олеговна,** к.б.н., научный сотрудник Ботанического сада Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия;
e-mail: innafil7@mail.ru.

**Шамров Иван Иванович,** д.б.н., профессор Российского государственного педагогического университета им. А.И. Герцена, наб. р. Мойки, 48, Санкт-Петербург, 191186; Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия;
e-mail: ivan.shamrov@gmail.com.

**Щербаков Андрей Викторович,** д.б.н., ведущий научный сотрудник кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991, Россия;
e-mail: shch_a_w@mail.ru.

**(Эбервайн Роланд Карл) Eberwein Roland K.** Mag. Dr., Carinthian Botanic Center, Prof.-Dr.-Kahler-Platz, Klagenfurt am Woerthersee, 19020, Österreich;
e-mail: roland.eberwein@landesmuseum.ktn.gv.at.

# СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие ............................................................................................................5

*Барыкина Р.П.*
Леонид Васильевич Кудряшов: вехи жизни и творчества ..................................................6

*Федосов В.Э.*
Особенности мохового покрова северо-западной периферии Анабарского нагорья и сопредельных территорий...........................................................................................21

*Куликова Г.Г.*
Болота левобережного Приобья Томской области ............................................................44

*Зернов А.С.*
О некоторых понятиях флористики .....................................................................................74

*Костина М.В., Сафронова Г.А.*
Структура побегов и ритм в жизни бокоплодных мхов ......................................................88

*Жмылёв П.Ю., Леднёв С.А., Щербаков А.В.*
Биоморфология водных растений: проблемы и подходы к классификации жизненных форм ...........................................................................................................101

*Петрова С.Е.*
Биоморфология прибрежно-водных зонтичных (на примере родов *Sium* L., *Berula* W.D.J. Koch, *Cicuta* L., *Oenanthe* L.)........................................................................129

*Алексеев Ю.Е., Филатова И.О.*
Морфология побегов и жизненные формы как дополнение к систематике осок (род *Carex,* Cyperaceae)..........................................................................................141

*Фёдорова Т.А.*
Морфологическое, молекулярно-филогенетическое и таксономическое исследование рода *Caroxylon* Thunb. sensu latissimo (Caroxyloneae, Chenopodiaceae Juss.)................................................................................................................155

*Eberwein R.K.*
The complex leaves of *Santolina pinnata* Viv. (Asteraceae), a continual morphological challenge .......................................................................................................171

*Шамров И. И., Винтер А.Н.*
Типизация эндосперма и особенности его строения и развития в семействах Nymphaeaceae и Barclayaceae..........................................................................................177

*Веселова Т.Д., Джалилова Х.Х., Тимонин А.К.*
Строение фуникулуса и семенной кожуры у *Talinum paniculatum* (Jacq.) Gaerth. и *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. (Portulacaceae s. ampl.) ..................................195

*Соколов Д.Д., Ремизова М.В., Рудалл П.Дж.*
Эволюция гинецея однодольных и высших двудольных растений: всегда ли апокарпия вторична? ...........................................................................................................208

Авторы статей ....................................................................................................................232

*Научное издание*

# ЛЕОНИД ВАСИЛЬЕВИЧ КУДРЯШОВ

◆

# AD MEMORIAM

Сборник статей

Подготовка оригинал-макета:
*Издательство «МАКС Пресс»*
Главный редактор издательства: *Е.М. Бугачева*
Компьютерная верстка: *Н.С. Давыдова*
Дизайн обложки: *И.М. Секулич*

При оформлении обложки
использованы фотографии *С.Р. Майорова*

Подписано в печать XX.XX.2012 г.
Формат 70х100 1/16. Печать офсетная. Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 19,18. Тираж 300 экз. Изд. № XXX.

Издательство ООО «МАКС Пресс»
Лицензия ИД N 00510 от 01.12.99 г.

119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы,
МГУ им. М.В. Ломоносова, 2-й учебный корпус, 527 к.
Тел. 939-3890, 939-3891. Тел./Факс 939-3891.